This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

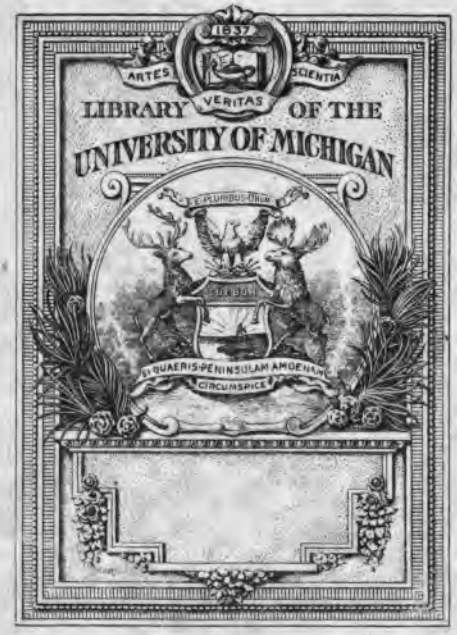
Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

BUHR B

a39015 00008453 6b

Digitized by Google



Digitized by Google

41-2

Digitized by Google

SCIENCE LIBRARY
QK
641
.K63

Digitized by Google

Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen.

123804

Ein Beitrag zur Physiologie der Entwickelung

von

Georg Klebs

in Halle.

Mit 28 Abbildungen im Text.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

1903.

Digitized by Google

Alle Rechte vorbehalten.

Digitized by Google

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	1—23
Geschichtliche Entwickelung der experimentellen Morphologie	1
Voraussetzungen, spezifische Struktur, Kausalität	4
Innere und äußere Bedingungen	7
Teleologische Betrachtungsweise	11
Vitalismus von Driesch	15
Kritik seiner Versuche	19
Kritik des Autonomie-Beweises	21
Aufgabe der Untersuchung	23
II. Ueber Wachstum und Fortpflanzung	24—38
Regelmäßigkeit der Entwickelung	24
Unterschied von Wachstum und Fortpflanzung	26
Fortdauer des Wachstums bei Pilzen und Algen	28
Einwürfe von Driesch und Pfeffer	29
Das Problem bei den Blütenpflanzen	34
Fortdauerndes Wachstum bei Glechoma hederacea	35
III. Ueber Umänderungen des Entwickelungsganges	39—59
Entwickelungsgang von Saprolegnia und seine Umänderung	39
Entwickelungsgang von Vaucheria und seine Umänderung	42
Entwickelungsgang von Ajuga reptans	45
Seine Umänderungen	47
Aeußere Ursachen der typischen Entwickelung von Saprolegnia etc.	54
Allgemeine und spezielle Bedingungen	55
Formative Reize	56
Veränderungen des Reizzustandes	58
IV. Ueber Metamorphosen von Pflanzenorganen	60—95
Begriff der Metamorphose, funktionellen Anpassung	60
Korrelationen	63
Einfluß des jugendlichen Zustandes	66
Unterdrückung der Blütenbildung bei Moehringia, Myosotis	68
Die Inflorescenzen von Veronica chamaedrys	69
Ihre Metamorphose	72
Metamorphosen der Inflorescenzen anderer Pflanzen	76

Digitized by Google

Seite

Blattknospen an Inflorescenzen (Ver. anagallis, Cochlearia) 78
Metamorphose der Inflorescenz bei Lysimachia ciliata . 81
„ „ „ „ Epilobium hirsutum 82
Winterknospenbildung bei Lys. ciliata 83
Metamorphosen bei Ranunculus lingua etc. 87
Verticibasalität 88
Aenderung des Geotropismus ohne Metamorphose bei Glechoma 92
Morphoaesthesie (Noll) 94
V. Ueber Regeneration . . . . . 96—124
Begriff der Regeneration, Restitution 96
Vöchtings Versuche, Hypothesen von Sachs 97
Versuche von Wakker, Goebel 99
Eigene Versuche mit Weidenstecklingen 101
Bedeutung des Wassers für die Wurzelbildung 107
Polarität 110
Die Stecklingsmethode 112
Die Methode des Abschneidens einzelner Teile 113
Korrelationen von Wurzel und Sproß 115
Selbständig wachsende Inflorescenz von Veronica anagallis 117
Kausale Auffassung des Organismus 120
VI. Ueber die Lebensdauer . . . . . 125—138
Der Tod aus äußeren Ursachen 125
Das unbegrenzte Wachstum der Vegetationspunkte . . . 127
Der Wechsel von Ruhe und Bewegung 128
Die perennierenden Stauden 129
Die ein- und zweijährigen Gewächse 131
Die Aufhebung der Ruheperiode 135
VII. Ueber Variation und Mutation . . . . . 139—162
Definition der Variation 139
Bedeutung der Queteletschen Gesetze 140
Umfang der Variation 146
Kritik des Lamarckismus 140
Mutation und Heterogenesis 154
Die Frage nach der Erblichkeit 156
Charakteristik der Mutationen 157
Die Frage nach ihren Ursachen 159
Literatur 163

Digitized by Google

I. Einleitung.

Die Entwickelung eines pflanzlichen Organismus besteht in der regelmäßigen Aufeinanderfolge von verschiedenartigen Gestaltungsvorgängen, die ihren Anfang in dem ersten Wachsen einer Keimzelle oder einer Knospe nehmen, ihren Endpunkt in der Bildung von Fortpflanzungszellen erreichen. Die Morphologie sucht zunächst die kontinuierlich verlaufenden Veränderungen, soweit sie sichtbar sind, möglichst genau zu beschreiben. Für die Erklärung der Vorgänge begnügte man sich lange Zeit mit der auf Aristoteles zurückzuführenden Annahme, nach der die im fertigen Organismus erreichte Form schon von Beginn der Entwickelung ab die eigentliche Ursache des Werdens und Veränderns sei. Im Zusammenhang mit dieser Auffassung stand das ausschließliche Interesse an der rein formalen Betrachtung der Pflanzen, die in den Arbeiten von Al. Braun, Celakovsky, Eichler u. a. ihre höchste Blüte erreichte. Indessen waren Anfänge einer experimentellen Behandlung der Morphologie schon bei den älteren Physiologen im 18. und am Anfang des 19. Jahrhunderts aufgetreten, und in erster Linie ist Knight (1759 bis 1838) zu nennen, der als ausgezeichneter Praktiker in der Kultur von Gartenpflanzen zugleich es verstand, die wissenschaftlichen Probleme richtig aufzufassen und auf dem Wege des Experimentes zu prüfen. Unter seinen bahnbrechenden physiologischen Arbeiten interessieren hier besonders diejenigen, welche sich mit der experimentellen Morphologie beschäftigen, in denen er die Entstehung von Knollen an den Laubtrieben der Kartoffelpflanze und ebenso die Umwandlung der unter-

Digitized by Google

irdischen Ausläufer in Laubtriebe nachwies. Die Arbeiten von Knight fanden bis weit über die Mitte des Jahrhunderts hinaus keine Nachfolge. Die rein formale Morphologie beherrschte die Wissenschaft. Erst mit dem neu erwachten Interesse für die Physiologie, in Verbindung mit dem Siege der Darwinschen Theorie, wandte man sich den physiologischen Bedingungen der Pflanzenformen zu. Als einer der ersten hat Hofmeister in seiner „Allgemeinen Morphologie" (1868) die Bedeutung dieser Forschungsrichtung erkannt; er hat den mächtigen Einfluß äußerer Kräfte, besonders der Schwerkraft und des Lichtes auf die Gestaltung der Pflanzenorgane hervorgehoben, wenn auch seine Ansichten bei den damals noch sehr geringen Kenntnissen uns heute vielfach irrtümlich erscheinen. Von einer ganz neuen Seite griff Vöchting in seinem Werk über Organbildung (1878 und 1884) das Problem an. Indem er die weitgehende Teilbarkeit und Regenerationsfähigkeit der Pflanzen feststellte, führte er den wichtigen Nachweis, daß eine Gruppe von gleichartigen Cambiumzellen ganz ungleichartige Organe wie Sprosse und Wurzeln zu bilden vermag. Bei der Entscheidung, an welchem Orte solche Organe entstehen, sind nach Vöchting in erster Linie innere Ursachen, vor allem der von ihm entdeckte polare Gegensatz von Spitze und Basis wirksam, während äußere Kräfte, wie Schwerkraft und Licht, erst in zweiter Linie in Betracht kommen.

Durch die Darlegungen Vöchtings zum Widerspruch veranlasst, veröffentlichte Sachs (1880 und 1882) seine Aufsätze über Stoff und Form der Pflanzenorgane. In der Polemik gegen Vöchting wenig überzeugend, hat Sachs aber in ausgezeichneter klarer Form die ganze weittragende Bedeutung der experimentellen oder kausalen Morphologie gegenüber der immer noch herrschenden, rein formalen Betrachtung hervorgehoben. Die lebhafte geistvolle Behandlung des Themas durch Sachs hat unstreitig sehr anregend und fördernd gewirkt. Den Grundgedanken spricht Sachs in dem Satz aus: „dass die Form der Pflanzenorgane, welche von der Morphologie als etwas für sich Bestehendes betrachtet wird, nur der Ausdruck ihrer materiellen Beschaffenheit sei und daß, worauf

Digitized by Google

es hier speziell ankommt, Veränderungen der organischen Formen auf Veränderungen in den Ernährungsvorgängen (dies Wort im weitesten Sinne genommen) beruhen".

Die Möglichkeit zu einer kausalen Erforschung der Pflanzenformen liegt in ihrer sicher festzustellenden Abhängigkeit von der Aussenwelt; das führte unmittelbar zu der Anwendung der experimentellen Methode. Auf dem Gebiete der Tierkunde ist die kausale Erforschung seit den Arbeiten von W. Roux ebenfalls in lebhaften Fluß geraten. Aber man sollte nicht vergessen, einer der wesentlichsten Förderer der ganzen Forschungsrichtung ist indirekt der große Darwin gewesen; durch dessen kühnen Versuch, die Zweckmäßigkeit der Organismen mechanisch zu erklären, wurde der seit so langer Zeit auf der Morphologie lastende Bann einseitigster Teleologie gebrochen. Erst dadurch wurde die Bahn ganz freigelegt für die Entwickelung der kausalen oder physiologischen Morphologie. Die ganze Fragestellung Darwins ist nur aus der zu seiner Zeit herrschenden Teleologie zu verstehen. Er betrachtet die Zweckmäßigkeit selbst als den wesentlichsten Faktor der Artbildung, indem nach seiner Meinung die natürliche Zuchtwahl aus der Menge der richtungslos auftretenden Variationen nur die zweckmäßigen Merkmale zur Ausbildung und weiteren Entfaltung bringt. Daher stammt die früher so verbreitete und heute uns sonderbar erscheinende Meinung, daß die Deutung eines Merkmales als eines zweckmäßigen schon als eine Erklärung für sein Entstehen und seine Ausbildung angenommen wurde. Die Geltung der Darwinschen Theorie muß seit den Arbeiten Naegelis, de Vries u. a. jedenfalls eingeschränkt werden. Das eigentliche Problem der Artbildung muß, wie wir später sehen werden (Schlußkapitel), in anderer Weise formuliert werden.

Seit den Arbeiten von Vöchting und Sachs haben neben diesen beiden zahlreiche Forscher, wie Pfeffer, Goebel, Stahl, Bonnier u. a. die experimentelle Morphologie mit Erfolg in Angriff genommen. Eine der ersten zusammenfassenden Darstellungen verdankt man Herbst (1895), der unter den Bedingungen eines Gestaltungsprozesses die ihn

Digitized by Google

wirklich veranlassenden formativen Reize auszusondern strebte. In neuester Zeit findet sich eine umfassende, kritisch durchgearbeitete Darstellung in dem bekannten Handbuch von Pfeffer (1901, II); hier ist die kausale Morphologie in den Rahmen der allgemeinen Physiologie aufgenommen.

Während die ersten Arbeiten über die Ursachen der Formbildung sich auf Vorgänge des vegetativen Lebens beschränkten, habe ich seit 1889 mir die Aufgabe gestellt, die Fortpflanzung der Gewächse auf die sie bedingenden Faktoren zu untersuchen und damit zugleich die Bedingungen des normalen Entwickelungsganges zu erkennen. Die Untersuchung begann mit einfachen Algen (Hydrodictyon, Vaucheria), erstreckte sich auf andere Algen, schließlich auf die Pilze. Mit besonderer Rücksicht auf solche Pilze gab ich 1900 eine Uebersicht der allgemeinen Ergebnisse. Mein Wunsch, eine zusammenfassende Darstellung der Fortpflanzungs-Physiologie der niederen Organismen zu geben, wurde wieder zurückgedrängt, als ich meine Forschungen auf die Blütenpflanzen ausdehnte. Bevor ich zu einer eingehenden Bearbeitung der hierhin gehörigen Erscheinungen komme, will ich in vorliegender Arbeit einen kurzen Abriß der wesentlichen Tatsachen und allgemeinen Folgerungen geben, wobei ich einige der wichtigsten Fragen der Entwickelungs-Physiologie streifen will.

Bei allen solchen Untersuchungen wird man von gewissen prinzipiellen Voraussetzungen ausgehen, die wohl zu unterscheiden sind von hypothetischen Annahmen. Die Voraussetzungen, die den Gang meiner Untersuchung geleitet haben, sind dieselben, die jede Naturforschung bestimmen und überhaupt erst möglich machen: die Grundbegriffe menschlichen Denkens — der Begriff der beharrlichen Substanz und der Begriff der die Veränderungen beherrschenden Kausalität.

Als Untersuchungsobjekt für die Forschung stehen die einzelnen Pflanzenarten zur Verfügung; ich verstehe darunter die letzten systematischen Einheiten, die von de Vries als elementare Arten bezeichnet werden. Sie sind durch eine Reihe von Merkmalen charakterisiert, die bei jeder Vermehrung auf die Nachkommen übertragen werden. Bei Bakterien, Pilzen

Digitized by Google

und Algen sucht man, sobald es nur irgend möglich ist, von einer einzelnen Zelle oder einem Fadenstück auszugehen, um sicher zu sein, daß eine einzige Art vorliegt. Morphologisch anscheinend nicht unterscheidbare Arten können sich physiologisch verschieden verhalten. Bei den Blütenpflanzen muß man sich nicht weniger von der Reinheit der zu untersuchenden Art überzeugen, am besten von einem einzigen Individuum, das vegetativ vermehrt wird, ausgehen, wenn es sich nicht um die spezielle Aufgabe handelt, den Einfluß der geschlechtlichen Fortpflanzung zu untersuchen. Geht man von einer Zelle oder einer Gruppe von Zellen, z. B. dem Vegetationspunkt aus, so weiß man aus der Erfahrung, daß sämtliche Merkmale der Spezies in einer solchen Gruppe wie in jeder einzelnen Zelle der Anlage nach vorhanden sind. Sie sind zunächst als Fähigkeiten oder, um mit Driesch zu reden, als Potenzen gegeben. Man denkt sich diese gebunden an ein Substrat von komplizierter, chemischer und physikalischer Zusammensetzung. Dieses Substrat mit den durch seinen Bau, die Anordnung seiner Teile gegebenen Potenzen, das für jede Spezies eine konstante Zusammensetzung hat, wird im folgenden stets als die spezifische Struktur bezeichnet. Dieser Begriff ist nur ein spezieller Fall des allgemeinen Begriffs der „Substanz", durch den unser Denken das Beharrliche im Fluß der Erscheinungen ausdrückt. Es liegt in dem Begriff der Substanz, daß wir sie nie wirklich erkennen können, wenn wir auch stets versuchen, sie durch bestimmte Vorstellungen zu veranschaulichen. In der Chemie findet sich der Substanzbegriff in der jedem Stoff zugeschriebenen Molekularstruktur. In der Botanik sind Versuche, die konstante Struktur in einem Bilde darzustellen, öfters gemacht worden, zum erstenmal in scharfsinniger Weise von Naegeli (1884). Zahlreiche andere Versuche solcher Art sind nachgefolgt, sie sind alle der Natur der Sache nach rein hypothetisch.

Die spezifischen Fähigkeiten oder Potenzen, die wir uns an die Struktur, sei es eines chemischen Stoffes, sei es einer Pflanze, gebunden denken, werden erst verwirklicht und damit für unsere Sinne bemerkbar durch die Wirkung gewisser Ur-

Digitized by Google

sachen oder Bedingungen. Was wir z. B. an einem festen Körper wie einem Stück Eisen oder an einem Gase wie Sauerstoff beobachten, ist diejenige Form, die er gemäß seiner Struktur unter den vorhandenen äußeren Bedingungen annehmen muß. Denken wir uns einen Körper in einem Gleichgewichtszustande, der nur unter absoluter Konstanz der Bedingungen möglich ist, so muß nach dem Kausalitätsgesetz jede Veränderung durch eine vorhergehende Veränderung, als ihre Ursache, bewirkt sein. Schon R. Mayer, der Entdecker des Prinzips von der Erhaltung der Energie, unterschied klar die beiden Arten von Ursachen: die Ursachen im engeren Sinne, bei denen ein quantitativ bestimmtes Verhältnis von Ursache und Wirkung besteht (causa aequat effectum), und die auslösenden, bei denen kein solches Verhältnis besteht. Es ist allgemein bekannt, daß solche auslösenden Ursachen für die Veränderungen des Organismus die allergrößte Bedeutung haben. Nun muß man mit Al. Riehl (1903, S. 118) sagen: „Das allgemeine Kausalgesetz gilt von beiden Klassen von Ursachen. Es schließt von der Natur und Erfahrung ebenso die Möglichkeit aus, daß eine Auslösung „von selbst" enstehe, oder daß ein körperliches System von selbst aus der Ruhe in Bewegung übergehe, wie es ausschließt, daß ein Teil der Wirkung aus nichts entsteht, ein Teil der Ursache in nichts vergeht." Aus dem Kausalitätsgesetz folgt demnach, daß in dem System von Bedingungen, das wir als spezifische Struktur bezeichnen, niemals eine Aenderung von selbst, d. h. ohne Grund, erfolgen kann. Jede Aenderung muß von außen kommen. Die Struktur bestimmt infolge der Anordnung ihrer Teile die Art der möglichen Veränderungen, diese selbst können nur durch Bedingungen, die für das System als äußere zu bezeichnen sind, geschehen. Für die anorganische Natur gilt diese Voraussetzung als allgemein richtig; wir müssen ihre Gültigkeit aber ebenso für die organische Welt anerkennen, da eine Ausnahme von der Kausalität zwar als möglich zu denken, aber nach der Natur unseres Geistes nicht vorstellbar, d. h. nicht in der Anschauung möglich erscheint.

Bei Organismen, wie den Pflanzen, tritt gegenüber den chemischen Stoffen eine Komplikation ein, die die Forschung

Digitized by Google

so ungeheuer erschwert. Neben den Bedingungen des Systems, die ich unter den Begriff der Struktur zusammenfasse, müssen für die Veränderungen des Organismus zwei Klassen von Bedingungen unterschieden werden, die äußeren und die inneren. Alle die verschiedenartigen Einflüsse der Außenwelt, chemische, photische, thermische, mechanische u. s. w., wirken in mannigfachsten Kombinationen auf den Organismus ein, von den ersten Regungen der Keimzelle bis zum Tode des Organismus. Man pflegt diese Einflüsse sachgemäß als äußere zu bezeichnen, und ich will diese Bezeichnung beibehalten, obwohl man sie als direkte oder unmittelbare äußere Bedingungen charakterisieren müßte. Jeder Lebensvorgang vollzieht sich im Innern des Organismus; er ist eine Folge der in einem gegebenen Moment vorhandenen inneren Bedingungen. Die Qualität und Quantität der in den Zellen vorhandenen Stoffe, die mannigfachen Formen der auslösend wirkenden Fermente, die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas, Zellsaftes, der Zellwand etc., alles dieses gehört zu den inneren Bedingungen, deren Untersuchung eine Hauptaufgabe der Physiologie ist. Diese inneren Bedingungen sind dem einzelnen Individuum zunächst durch seine Entstehung von einer vorhergegangenen Generation mitgegeben.

Für meine Auffassung ganz entscheidend ist die begriffliche Trennung dieser inneren Bedingungen von den als konstant anzunehmenden Potenzen der Struktur. Diese Scheidung muß vorgenommen werden, weil die inneren Bedingungen, wie die Erfahrungen zwingend lehren, variabel sind. Ihre Veränderlichkeit beruht auf ihrem notwendigen Zusammenhang mit den äußeren. Auf die Struktur wirkt also die Innenwelt der Pflanze, die einerseits von der vorhergehenden Generation überliefert, andererseits von der Außenwelt abhängig ist. Wir haben etwas Konstantes, die spezifischen Fähigkeiten, und zwei Variable, die inneren und äußeren Bedingungen.

Die Veränderlichkeit der inneren Bedingungen macht es überhaupt möglich, die richtigen Handhaben zu finden, um in das Leben einer Pflanze einzugreifen, zu prüfen, was und in welchem Grade etwas an ihr konstant ist. Der Ausdruck

Digitized by Google

„konstantes Merkmal", der beständig von den Botanikern verwendet wird, bedarf einer Erläuterung. Es gibt höchst wahrscheinlich kein an und für sich unter allen Umständen konstantes Merkmal, keine für die Spezies immer vorhandene bestimmte Form der Blätter, Blüten u. s. w. Jede intensive Beschäftigung mit einer Spezies lehrt uns dies, wenn auch bei den heutigen Mitteln einzelne Merkmale relativ konstant erscheinen. Eine gegebene Form ist nur konstant unter konstanten Bedingungen; durch Versuche ist zu entscheiden, innerhalb welcher Grenzen bei wechselnden Bedingungen ein Formmerkmal veränderlich ist.

Infolge des Zusammenhanges der inneren und äußeren Bedingungen kann ich bei einer gegebenen Struktur des Organismus ihn verändern, an ihm Merkmale sichtbar machen, die vielleicht sonst nicht sichtbar geworden wären. Nehme ich also eine Pflanze in einem bestimmten Entwickelungszustand, so kann ich einmal direkt den Einfluß äußerer Kräfte auf ihn untersuchen; zweitens kann ich durch vorhergehende Einwirkung anderer oder der gleichen Kräfte auch den Zustand ändern, so daß der gleiche Organismus den gleichen äußeren Bedingungen gegenüber sich ganz anders verhält. Niemals kann ich die Außenwelt direkt auf die Struktur einwirken lassen, weil stets schon von der Mutterpflanze her eine gewisse Kombination innerer Bedingungen vorhanden ist. Jeder Embryo eines Samens, jede Knospe enthält eine Menge solcher in bestimmter Weise; das ist für das Experiment eine gegebene, aber eben veränderliche Größe.

Neben der Forderung, für die Versuche über Entwickelungsvorgänge stets eine reine elementare Spezies zu benutzen, tritt eine zweite Forderung, durch die vorhergehende Behandlung die inneren Bedingungen der zu untersuchenden Pflanze zu regulieren. Wenn ich den vegetativen Körper einer Alge oder eines Pilzes mit der Sicherheit eines chemischen oder physikalischen Versuches zu einer bestimmten Fortpflanzung bringen will, so ist die notwendige Voraussetzung dafür, die inneren Bedingungen durch die vorhergehende Ernährung in bestimmter Weise zu regeln. Ich kann durch eine andere

Digitized by Google

Kombination der äußeren Faktoren den Thallus in einen anderen Zustand versetzen, in welchem er sofort in anderer Weise reagiert.

Bei den höher stehenden Pflanzen werden die Verhältnisse im Innern außerordentlich viel komplizierter, weil jeder Schritt der Entwickelung neue innere Bedingungen schafft und weil sich mit der fortschreitenden Sonderung in die verschiedenen Organe ihre mannigfaltigen Wechselwirkungen immer mehr verwickeln. Die bisher gar nicht überblickbaren Wechselbeziehungen aller Teile eines Organismus werden als Korrelationen (Pfeffer 1901, S. 195) bezeichnet. So wenig bekannt sie nun sein mögen, so zweifellos sind sie stets veränderlich. Denn da jede Entwickelung, jede Tätigkeit eines Organs von der Außenwelt beeinflußt wird, so müssen auch die gegenseitigen Beziehungen der Organe verändert werden können. Die Versuche Goebels über die Umwandlung von Knospenschuppen in Laubblätter, die Versuche Knights, Vöchtings über die Umbildung von Sprossen in Knollen bei der Kartoffel lehren deutlich genug, wie durch künstliches Eingreifen in die Korrelationen auffallende Aenderungen der Entwickelung herbeigeführt werden. Die in der vorliegenden Arbeit zu besprechenden Versuche mit Blütenpflanzen beruhen alle auf künstlich veranlassten Aenderungen der inneren Bedingungen mit Hülfe der äußeren.

Am klarsten liegt die Frage, wenn man sich bei den Blütenpflanzen auf die Vegetationspunkte beschränkt. Ein solcher besteht aus einer Anzahl kleiner undifferenzierter Zellen, die sich beständig durch Teilung vermehren, aus denen alle übrigen Gewebe und Glieder der Pflanze entstehen. Alle Stengelvegetationspunkte einer Spezies haben die sämtlichen Potenzen in sich; sie sind in dieser Beziehung nach einem Ausdruck von Driesch aequipotentiell. Aber es fehlt noch eine sehr wichtige nähere Bestimmung. Denn tatsächlich sind solche Vegetationspunkte oft sehr verschieden, weil die zur Sichtbarwerdung der Potenzen nötigen Bedingungen in sehr ungleicher Weise verteilt sein können. Ein Vegetationspunkt eines vegetativen Stengels oder eines Blütenstandes ist theo-

Digitized by Google

retisch aequipotentiell und doch in Wirklichkeit wie verschieden! Diese Verschiedenheit kann nirgends anders als in den ungleichen inneren Bedingungen liegen. Wie Pfeffer (1901, S. 160) sich ausdrückt, stehen die embryonalen Zellen unter dem Einfluß des Bestehenden auf das Werdende. Für meine Auffassung will ich das Wesentliche anders angeben. Für einen solchen Vegetationspunkt existiert alles übrige als Außenwelt; vor allem wirken auf ihn die unmittelbar zu ihm dringenden Einflüsse der anderen Organe, Stengel, Blätter, Wurzeln. Da diese nun selbst in Abhängigkeit von den direkten äußeren Bedingungen stehen, so werden auch deren Wirkungen auf die Vegetationspunkte übertragen; diese können dadurch in der Art ihrer Entwickelung wesentlich beeinflußt werden. So werde ich zeigen, wie ein Stengelvegetationspunkt einer Pflanze, wie der von Glechoma auf einem solchen Wege zu einem beständigen vegetativen Wachstum, aber ebensogut zur Bildung eines Blütentriebes veranlaßt werden kann. Der anscheinend einseitig determinierte Vegetationspunkt eines solchen Blütentriebes kann dann wieder umgeändert werden; er wird unter Umständen rein vegetativ.

Weil sich solche Vegetationspunkte nach dem Ausfall der Versuche nach zwei möglichen Richtungen entwickeln können, kann man sie ähnlich wie Driesch (1901, S. 158) als zweiseitig oder unter Umständen mehrseitig determiniert bezeichnen. Da aber jeder Vegetationspunkt eigentlich omnipotentiell ist, d. h. alle die in seiner spezifischen Struktur liegenden Möglichkeiten der Entwickelung umfaßt, so ist seine Determination stets nur relativ. Sie hängt davon ab, welche inneren Bedingungen durch seinen Zusammenhang mit einem bestimmten Individuum und dessen Herkunft gerade vorhanden sind, welche anderen fehlen. Wie bei einem chemischen Körper, können gewisse Potenzen nur unter ganz bestimmten Bedingungen verwirklicht werden, die in der freien Natur selten in der richtigen Kombination zustande kommen. Jeder Vegetationspunkt enthält stets eine Menge solcher „latent" bleibender Potenzen. Die Kunst des Experimentierens bei Pflanzen, die noch sehr wenig in dieser Richtung ausgebildet ist, besteht

Digitized by Google

gerade in der Fähigkeit, auch solche Potenzen der gegebenen spezifischen Struktur zu verwirklichen, die unter den gewöhnlichen Bedingungen der freien Natur nicht oder äußerst selten bemerkbar werden. Wie weit das nun möglich sein wird, läßt sich theoretisch nicht voraussagen; ich bin allerdings davon überzeugt, daß wir bei der Pflanze später in dieser Beziehung sehr viel erreichen werden. Einige kleine Fortschritte nach diesem Ziele hin hoffe ich mit der vorliegenden Arbeit gemacht zu haben.

Bei allen Betrachtungen über Entwickelungsvorgänge der Pflanzen sehe ich hier von der Zweckmäßigkeit völlig ab; mir kommt es nur darauf an, die kausale Abhängigkeit gewisser Vorgänge von bestimmten Kombinationen äußerer Bedingungen nachzuweisen. Der Streit um Kausalität oder Teleologie, Mechanismus oder Vitalismus ist wieder lebhafter wie je in der Biologie, aber im ganzen nicht sehr ausgiebig oder fruchtbar, weil neue Gesichtspunkte nicht zu Tage treten. Doch muß man bei der Behandlung der Entwickelungsprobleme Stellung dazu nehmen. Von philosophischer Seite ist seit der grundlegenden Darlegung Kants in der Kritik der Urteilskraft eine Klarstellung des ganzen Streites schon mehrfach geschehen. Ich verweise auf die klare und erschöpfende Behandlung in Sigwarts Schrift „Der Kampf um den Zweck" (1881), die zur Zeit der Herrschaft der Darwinschen Selektionstheorie herauskam, als die Naturforscher sich förmlich schämten, das Wort Zweck zu gebrauchen. Die kausale und die teleologische Auffassung der Naturvorgänge sind jede für sich gleich berechtigte und notwendige Betrachtungsweisen unseres Geistes. Sie beziehen sich im Grunde auf die gleiche Sache, die im einen Falle als Zweck, im anderen als bloße Wirkung einer Ursache angesehen wird, und sie fallen bei jeder wirklichen Einsicht zusammen. Sigwart sagt: Hätten wir eine durchgängige Einsicht in den Kausalzusammenhang der Welt, vermöchten wir alles was ist und geschieht aus seinen Ursachen als notwendig zu begreifen, so würden sich beide Betrachtungsweisen vollkommen decken; wir würden rückwärts und vorwärts ganz denselben Weg durchlaufen.

Digitized by Google

Bei der mangelnden Einsicht in die Lebensvorgänge liegt die Hauptbedeutung der teleologischen Betrachtungsweise für die Biologie in ihrer Anwendung als heuristisches Prinzip, wie das längst allgemein bekannt ist. Dadurch kann zuerst ein gewisses Verständnis der dunkeln Beziehungen der Organismen zur Außenwelt angebahnt werden, es wird vielfach erst die Möglichkeit geschaffen, richtige Fragen für die kausale Forschung zu stellen. Wir können und sollen auch diesen Leitfaden, wie Kant sagt, nicht entbehren. Die teleologische Betrachtungsweise kann aber eine sehr viel größere Bedeutung für jeden gewinnen, der sich eine das Ganze der Welt umspannende Auffassung schaffen will. Die mechanistische Theorie, die alles auf Bewegungen der Atome zurückführen will, so großartig ihr Grundgedanke ist, bleibt doch eine einseitig beschränkte; sie ist in ihrer heutigen Form unzulänglich, alles wirkliche Geschehen zu erklären. Gehen wir bis auf diese letzten Einheiten zurück, so müssen wir immer schon voraussetzen, daß sie in bestimmten gesetzmäßigen Beziehungen zu einander stehen, aus denen dann ebenso zweckmäßig wie notwendig alles weitere Werden sich herleitet. „Es ist eine bloße Fiktion, wenn wir so reden, als könnten wir die Welt aus isolierten Elementen aufbauen; sie taugen dazu ja nur, wenn sie ihre notwendige Beziehung zu allen anderen schon in sich tragen und durch diese selbst mit bestimmt sind“ (Sigwart). Es ist nicht meine Aufgabe, auf die Versuche einzugehen, in der Annahme eines letzten einheitlichen Grundes kausale und teleologische Auffassung zu verknüpfen. Dagegen muß ich mich gegen die immer wieder auftauchenden Bestrebungen wenden, die in den Organismen eine Zweckmäßigkeit besonderer Art annehmen, die sie von der übrigen Welt abscheidet. Niemals kann die teleologische oder, besser ausgedrückt, die vitalistische Auffassung die kausale Forschung ersetzen oder unnötig machen. Wenn der Glaube an einen solchen Ersatz so lange geherrscht hat und noch heute herrscht, so ist dies nur begreiflich, weil der menschliche Geist gegenüber den scheinbar unlöslichen Rätseln des Lebens sich in einem solchen Glauben beruhigt fühlt. Aber es bleibt doch eine Täuschung, eine Einschläferung,

Digitized by Google

aus der der nie ruhende Kausalitätstrieb immer wieder erwacht. Wenn ich einen Lebensvorgang, den ich als zweckmäßig beurteile, erforschen will, darf ich nicht eher ruhen, als bis ich die ihn notwendig bedingenden Veränderungen erkenne. Indem ich aber den Zweck selbst in irgend einer Form als Ursache annehme, wird in kausaler Beziehung nichts erklärt. Vielmehr kann erst durch die Einsicht in den Kausalzusammenhang auch der Zweck völlig klar erkannt werden. Bei den Pflanzen wenigstens bleibt ohne eine solche Einsicht der Zweck oft nichts als eine schwankende Deutung.

Nehmen wir einen konkreten Fall, die Erscheinungen der Regeneration! Ein abgeschnittenes Stück einer Pflanze bildet neue Knospen, neue Wurzeln und wird dadurch wieder zu einem Ganzen — in der Tat eine merkwürdige Erscheinung, die auch immer als typisches Beispiel einer wunderbaren Zweckmäßigkeit aufgeführt wird. Der Zweck ist hier auf den ersten Blick erkennbar; aber diese Erkenntnis hilft uns nichts für die Frage, warum nach dem Abschneiden neue Wurzeln u. s. w. entstehen. Nun kommen die Teleologen und suchen das Problem zu lösen, indem sie, wie z. B. Pflüger, den Begriff eines „teleologischen Kausalgesetzes" aufstellen. „Die Ursache jedes Bedürfnisses eines lebendigen Wesens ist zugleich die Ursache der Befriedigung des Bedürfnisses." Wird durch einen solchen Satz die Frage nach den Ursachen der Neubildungen in irgend welchem Grade geklärt und gefördert? Nein, — es ist eine Scheinerklärung, die den großen Nachteil hat, die Frage selbst zu verschleiern. Durch das Abschneiden, d. h. die Trennung von den übrigen Organen werden in dem Steckling die inneren Bedingungen verändert. Diese Aenderungen veranlassen ihrerseits die Bildung von Wurzeln. Bei unserer heutigen Kenntnis können wir direkt die Aenderungen nicht erkennen; wir werden aber zu der Frage geführt, unter welchen Bedingungen entstehen überhaupt Wurzeln, und diese Frage kann jedenfalls in Angriff genommen werden. Wie weit eine solche Untersuchung die bisher fehlt, uns vorwärts bringt, läßt sich auch hier nicht voraussehen. Durch sie wird aber später ein Verständnis für die inneren Vorgänge bei einem solchen Steckling

Digitized by Google

gewonnen werden; wir werden vor allem Wurzelbildung hervorrufen können auch ohne Abschneiden, d. h. ohne das von Pflüger angenommene Bedürfnis. Die ganze Frage wird in der Arbeit näher besprochen werden.

Obwohl nach dem Auftreten Darwins, in Verbindung mit der selbständig fortschreitenden Physiologie, das mechanistische Glaubensbekenntnis sich unter den Naturforschern rasch verbreitete, so ist die kausale Erforschung der Morphologie und Entwickelung immer nur von wenigen gepflegt worden, und die ganze Tragweite ist selten klar erkannt worden. Die Biologie steckt noch viel zu tief in der alten Teleologie, alle unsere wissenschaftlichen Begriffe zeigen es aufs deutlichste. Als ein Zeichen, wie fern selbst hervorragende Botaniker dieser ganzen Betrachtungsweise stehen, führe ich das Werk von Reinke (1901) an: „Einleitung in die theoretische Biologie". Eines der wichtigsten aller Lebensprobleme, das Problem der Form, ist ganz in der hergebrachten teleologischen Weise behandelt. Das Kapitel über Entwickelung enthält eine rein äußerliche Beurteilung von Vorgängen an Vegetationspunkten. Dort, wo das eigentliche Problem beginnt, dort, wo es nötig gewesen wäre, die überall keimenden Anfänge einer kausalen Erforschung sorgfältig zu berücksichtigen, die sich ergebenden Fragen klar zu formulieren, finden wir an Stelle dessen ein Spielen mit Begriffen, wie „Bildungstrieb, zweckmäßig wirkende Dominanten, zielstrebige Anpassung", und sind so klug als wie zuvor. Gegenüber dieser veralteten Teleologie, die sich begnügt, das zu Erklärende einfach als Erklärungsgrund zu setzen, sollte man in der Botanik die kausale Betrachtung viel schärfer als bisher fordern, viel strenger durchführen. Nicht als ob auf diesem Wege das Leben gleich sein Geheimnis enthüllen werde, nicht als ob wir gleich eine mechanische Formel finden werden, es abzuleiten, gewiss nicht! die Hoffnung darauf erscheint uns heute wie ein Phantom. Aber wir können dennoch hundert neue Wege finden, das Problem von allen Seiten anzugreifen und langsam sichere Erkenntnisse zu gewinnen. Die kausale Erforschung ist wie in der Physik und Chemie auch in der Biologie die entscheidende Methode. Ihre Grenzen

Digitized by Google

sind die Grenzen der Naturforschung überhaupt. Ich freue mich, am Ende dieser Betrachtung die klaren Worte anzuführen, die A. Riehl neuerdings (1903, S. 173) geäußert hat: „Kein Wertbegriff, keine Zweckvorstellung darf in das Werk der wissenschaftlichen Forschung eingemengt werden, deren Maxime vielmehr die Gleichwertigkeit der Erscheinungen ist. Der Zweck, ohne Frage das Prinzip des Wollens und Handelns selbstbewußter Wesen, ist kein Prinzip der Erklärung irgend einer Naturerscheinung. Es gibt eine Wissenschaft von den Formen in der Natur, es kann aber keine Wissenschaft von Zwecken in der Natur geben; die Teleologie gehört nicht zur Erkenntnis der Natur, sondern zu ihrer Beurteilung."

Unter den modernen Vitalisten nimmt der Zoologe Driesch eine besondere und hervorragende Stellung ein. Er hat in seinen neuesten Arbeiten (1899 und 1901), die sehr viel Anregendes auch für die Botaniker enthalten, auf die unklaren Zweckursachen verzichtet, er verlegt die Zweckmäßigkeit in die uns unbekannte Struktur der Organismen, aus der mit Notwendigkeit alles weitere erfolgt. Von seinen Beobachtungen über Regenerationserscheinungen niederer Tiere ausgehend, kommt er durch scharfsinnige Analyse zu dem Resultat, daß gewisse Vorgänge unmöglich aus den uns bekannten Gesetzen der anorganischen Natur zu erklären seien, sondern daß sie ein Beweis für eine besondere Gesetzlichkeit, für eine „Autonomie des Lebens" seien. Um das Problem zu verstehen, müssen wir von einem speziellen Fall ausgehen. Driesch halbierte Gastrula von Echiniden und ließ sie sich weiter entwickeln. Beide Hälften wurden wieder zu einem entsprechend kleineren Ganzen, in welchem der Darm in typischer Proportionalität ausgebildet war. Driesch zerstückelte ferner die durch Furchung mehrzellig gewordenen Eier von Echiniden und erzog aus solchen verschieden großen Bruchstücken, auch wenn ihre Zellen durch mechanischen Druck verlagert waren, typisch gebaute Larven, in denen jedes Organ an seinem richtigen Ort und in dem normalen Verhältnis zum Ganzen gebildet wurde. Nach der Meinung von Driesch kommen dafür äußere Ursachen im weitesten Sinne nicht in Betracht. Da ferner eine

Digitized by Google

anschauliche Vorstellung auf Grund der Annahme einer Maschinenstruktur nicht gefunden werden kann, so verlegt Driesch die Ursachen für das gesetzmäßige Verhalten in die Struktur des Systems selbst. In ihm muß irgend etwas Unbekanntes aber Konstantes vorhanden sein, das die anfänglich gleichartigen äquipotentiellen Zellen nach dem im fertigen Organismus verwirklichten Plan an den richtigen Ort bringt und bei variabler Größe des Ausgangsmateriales die proportional richtige Form des Organs herbeiführt. Diese zweckmäßig wirkende, in der Struktur gegebene Unbekannte bezeichnet Driesch als die conditio finalis des Systems oder als Entelechie. Durch sie unterscheiden sich solche Lebensvorgänge von den Vorgängen der anorganischen Natur.

Die fundamentale Voraussetzung für die ganze Beweisführung von Driesch liegt in seiner Annahme, daß die Entwickelungsweise bei Echiniden-Eiern etc. völlig unabhängig von äußeren Bedingungen sei und nur auf Grund der im System selbst liegenden Bedingung erfolge. Es liege hier eine „intensive Mannigfaltigkeit" vor, d. h. eine Naturgrösse, die sich zwar logisch in Beziehungen von Einzelnem zerlegen lässt, aber in Wirklichkeit als Einfaches und Elementares aufzufassen ist. Nun gibt Driesch zu (Reg. S. 203), dass in den chemischen Eigenschaften ganz analoge intensive Mannigfaltigkeiten vorliegen; er sagt: „Nur dem Grade der Kompliziertheit nach unterscheiden sich unsere biologischen Elementarbegriffe vom Elementarbegriff der Chemie, der Affinität, ebenso wie diese nur gradweise von der physikalischen Konstanten zweiter Art verschieden war." Das ist ein sehr wichtiges Zugeständnis, durch das er den Unterschied des Anorganischen und Organischen schon etwas einschränkt. Aber es kommt noch eine zweite Eigenschaft der chemischen Körper hinzu, mit der Driesch sich nicht näher befasst hat und die den Unterschied noch mehr aufhebt. Nehmen wir ein einfaches Element, wie z. B. den Schwefel, so erscheint er uns in verschiedenen Formen krystallinisch, sei es rhombisch, sei es monoklin, ferner amorph in verschiedenen Modifikationen. Aber man muss den Begriff der Form noch weiter fassen, insofern auch der Schwefel

Digitized by Google

in der Form einer Flüssigkeit und eines Gases erscheinen kann.

Den Substanzbegriff anwendend, denken wir uns im Element Schwefel etwas Beharrliches, das wir uns anschaulich als Molekularstruktur vorstellen. Alle die mannigfaltigen Formerscheinungen denken wir uns dann als Potenzen, die dieser Struktur anhaften. Gehen wir zu den konkreten Dingen der Wirklichkeit über, so lehrt uns die Erfahrung mit absoluter Sicherheit, daß jede Form des Schwefels sich nur in notwendiger Abhängigkeit von bestimmten äußeren Bedingungen verwirklicht; für jede der verschiedenen Formen ist der Bedingungskomplex ein verschiedener. Warum der Schwefel gerade solche Potenzen besitzt, warum diese nur in der angegebenen Weise zur Wirklichkeit werden, ist völlig unerklärlich: die Hypothese des Mechanismus in ihrer heutigen Gestalt reicht dazu nicht aus, aber ebensowenig, so weit ich es überblicken kann, der Energismus von Ostwald. Jedenfalls gehört das Problem der Form zur allgemeinen Naturphilosophie und kann niemals einseitig von der Biologie gelöst werden. In ihr finden wir, nur außerordentlich viel verwickelter, das gleiche Problem.

Bei unserer heutigen Kenntnis werden wir das Leben, um eine Arbeitshypothese zu haben, als einen höchst komplizierten Chemismus auffassen, an dem die verschiedensten Stoffe mit ihren mannigfaltigen Affinitäten teilnehmen. Damit ist aber notwendig eine ungeheure Verschiedenheit der Formerscheinung verbunden. Wenn wir von einer kausalen Morphologie sprechen und damit die grob sichtbaren Formen in erster Linie verstehen, so geschieht das nur aus praktischen Gründen. So viele chemische Prozesse sind unmittelbar mit der Bildung bestimmter Formen verknüpft, jede Zellhaut, jedes Stärkekorn, ja jedes Plasmakörnchen hat eine bestimmte Form, die durch die Einwirkung der sie umgebenden Bedingungen auf die Struktur verwirklicht worden ist. Von den modernen Bestrebungen das Leben zu erforschen, treten ganz besonders zwei hervor, auf denen die Hoffnung ruht, ganz neues Licht in das Innerste des Lebens zu werfen, einmal die Erforschung der fermentativen Wirkungen, zweitens diejenige des Aggregat-

Digitized by Google

zustandes, d. h. jener eigenartigen, fest-flüssigen Form, in der die wesentlichsten Bestandteile der Organismen erscheinen. Wie weit nun solche Bestrebungen führen mögen, die Aufgabe der kausalen Morphologie bleibt für jede Form, sei es eines ganzen Organismus, sei es seiner einzelnen Teile, die zu ihrer Verwirklichung notwendigen Bedingungen aufzusuchen, die gegenüber der konstanten Struktur als äußere zu bezeichnen sind.

Einen anderen Standpunkt vertritt Driesch mit seiner Annahme einer teleologischen Bedingung (conditio finalis), die in der Struktur selbst liegt. Er sagt (1901, S. 214): „An sich entwickelnden, sich regulierenden Organismen sind also gewisse Teile so geartet, durch gewisse Entelechie-Konstanten elementar in solcher Weise charakterisiert, daß bei Ingangsetzung des in Frage stehenden Prozesses — (den wir uns, um das strikte Kausalschema zu wahren, vorher durch Temperaturerniedrigung sistiert denken mögen) — jenes in jedem Fall typische, die Proportionalität wahrende Resultat herausspringt. — In dieser Weise also ist im Biologischen das notwendige verknüpfte (kausale) Getriebe durch einen seiner Faktoren zugleich teleologisch."

Bei einem chemischen Körper bestehen die Bedingungen des Systems, d. h. seiner Struktur, in der Anordnung und Qualität der Teile. Gehe ich von einem Gleichgewichtszustand bei ganz konstanten Bedingungen aus, so kann nach dem Kausalgesetz keine Veränderung von selbst eintreten; dazu muß irgend eine der äußeren Bedingungen verändert werden. (s. S. 6).

Wenn ich den Begriff der teleologischen Bedingung eines Systems richtig verstehe, so soll bei dem Organismus etwas vorhanden sein, was auch bei konstanten Bedingungen Wirkungen ausübt. Dazu kommt noch, daß diese Wirkungen als zweckmäßig angesehen werden. Wenn in dem Falle des Seeigeleies bei einem sich regenerierenden Bruchstück irgend eine Zelle an einem bestimmten, für das Ganze zweckmäßigen Orte, zu einem Organ oder einem seiner Teile wird, so muß nach Driesch das System selbst ohne äußeren Grund die Zelle dazu bestimmen und zwar nach einem ihm im voraus gegebenen Plane. Es handelt sich also hier nicht, wie bei einem chemischen Körper, um eine bloße Fähigkeit (Potenz) des

Digitized by Google

Systems, die etwas außer ihr braucht, um verwirklicht zu werden, sondern um eine zweckmäßige Tätigkeit, die ohne vorausgehende Veränderung erfolgen soll. Das ist allerdings reinster Vitalismus und durchaus verschieden von dem kausalen Geschehen. Denn durch die Annahme von Driesch, daß solche Wirkungen des Systems notwendig sind, wird der Einwand nicht beseitigt, daß Veränderungen hier eintreten ohne zugehörige vorhergehende Veränderungen. Nicht verständlich ist mir, wie Driesch mit seiner Annahme eines so fundamentalen Unterschiedes zwischen lebenden Organismen und chemischen Körpern dennoch sagen kann, daß seine Entelechie nur dem Grade der Kompliziertheit nach von der Affinität verschieden sei. Die Vorgänge bei den Regenerationen von Echiniden-Bruchstücken setzen sich — darüber kann doch nicht der mindeste Zweifel herrschen — aus einer Unmenge verschiedenartiger Prozesse zusammen, die wir nicht im geringsten übersehen können: es fehlt jede Kenntnis der Eistruktur und der Gesamtheit aller chemischen und physikalischen Bedingungen.

Diese Ueberlegungen führen gerade zu dem Punkte der Untersuchungen von Driesch, an welchem die Kritik einzusetzen hat. Die Fundamente, d. h. die Erfahrungstatsachen, auf denen Driesch sein Begriffsgebäude mit vielem Scharfsinn aufgebaut hat, sind dafür zu schwankend und unsicher. Driesch hat mit den sich regenerierenden Bruchstücken einige Versuche mit höherer Temperatur, verändertem Salzgehalt gemacht, ohne eine Aenderung der Entwickelung zu bemerken; in seinem Werke von 1899 werden solche Versuche kurz in der Anmerkung erwähnt. Aber es gibt zweifellos viele Kombinationen äußerer Bedingungen, die bisher nicht geprüft worden sind und die doch eine Aenderung der inneren Gestaltungsvorgänge herbeiführen könnten. Sehr viel wesentlicher ist aber eine andere Lücke in den Beobachtungen. Das ganze Ei, wie auch Teile von ihm nach der Furchung, enthalten, wie der Versuch zeigt, die wichtigsten Bedingungen zur Ausbildung der Larve. Diese inneren Bedingungen sind völlig unbekannt; keine begriffliche Analyse kann diesen Mangel jemals ersetzen. Sie sind dem Ei mitgegeben in der Zeit, als dieses im Mutterleibe

Digitized by Google

gebildet und dann befruchtet wurde. Will man diese Bedingungen überhaupt auf ihre Veränderlichkeit, ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren untersuchen und den Einfluß solcher Veränderungen auf die Entwickelungsweise prüfen, so muß man eben versuchen, durch bestimmte Einwirkungen auf die Eltern das Produkt beider und dessen weitere Entwickelung zu beeinflussen. Es ist sehr möglich, daß der Ort der Bildung sowohl wie die Form irgend eines Organs verändert werden kann. Das Problem wird nicht gleich gelöst werden, aber es kann eine Methode gefunden werden, es anzugreifen. Aus den Untersuchungen von Driesch geht wegen Mangels der Kenntnisse gar nicht hervor, was eigentlich unter allen Umständen bei dem Entwickelungsgang konstant, was an ihm beim Wechsel der inneren Bedingungen veränderlich ist. Deshalb ist seine Entelechie-Konstante, ganz abgesehen davon, daß sie höchst zusammengesetzter Natur ist, etwas Unsicheres und nicht zu vergleichen mit den Konstanten der Chemie und Physik. In den neueren Arbeiten von Driesch fällt es sehr auf, wie er durch sein Bestreben, den Dingen auf den Grund zu kommen, die Probleme so formuliert, daß sie überhaupt nicht lösbar und, was das Schlimme ist, nicht einmal angreifbar sind. Besonders in seinem Werke über organische Regulationen schwelgt er förmlich in solchen Problemen. Bei dem heutigen Zustande der Biologie und besonders der kausalen Morphologie, wo wir die den Erscheinungen zu Grunde liegenden Gesetze nicht auffinden können, hilft uns die Erkenntnis unserer Unwissenheit nichts. Es wird zu einer Hauptaufgabe, die Beobachtungen geistig so zu verarbeiten, daß neue Fragen gestellt werden, die überhaupt in Angriff genommen werden können und die der Ausgangspunkt für neue Fragen werden. Uns fehlen in der Morphologie und Entwickelungslehre überall die richtig erkannten Wege, die weiter führen können; das ist ein Hauptgrund für den geringen Fortschritt in diesem Zweige der Wissenschaft.

Aber auch das zweite Mittel, ganz unbekannten Lebensvorgängen näher zu treten, wird von Driesch viel zu wenig beachtet. Es gibt bei Tieren und Pflanzen viele Vorgänge, die völlig unverständlich sind; dazu gehören die von Driesch u. a.

Digitized by Google

untersuchten Regenerations-Erscheinungen. Ich erinnere auch an die autonomen Bewegungen mancher Pflanzen. Man suche nun solche Objekte auf, an denen es gelingt, die Abhängigkeit des entsprechenden Vorganges von bekannten Faktoren nachzuweisen. Dann wird man zu Anschauungen kommen, die es ermöglichen, auch bei den bisher unverständlichen Vorgängen die Frage richtig zu stellen. In Bezug auf die Prozesse der Regeneration fehlen noch größtenteils solche Fragen. Auch für das Problem von Driesch, die Lokalisation von Formbildungen, wird es in erster Linie notwendig sein, solche Fälle aufzufinden, wo wir experimentell eingreifen können. Bis dahin bleibt es eben doch nur ein ungelöstes Problem, wie so viele andere bei den Organismen.

Zum Schluß der Besprechung noch einige Worte zu dem Beweise, den Driesch für die Autonomie der Lebensvorgänge glaubt geliefert zu haben und den er für ganz unangreifbar hält (Driesch 1901, vergl. auch die kurze zusammenfassende Darstellung 1902).

Die Regenerationsvorgänge bei Echiniden etc. lassen sich nach Driesch wohl durch die Annahme einer komplizierten Maschine begreifen, aber diese Annahme ist unmöglich, weil eine Maschine nicht dieselbe bleibt, wenn man ihr beliebige Teile nimmt, wie bei einem gefurchten Ei, ferner weil sie sich nicht zu teilen vermag. Die erste Voraussetzung ist also: die Annahme einer Maschinenstruktur ist unmöglich. Die zweite Voraussetzung besteht in dem Satz, daß vom chemisch-physikalischen Standpunkt aus die Lebensvorgänge nur unter der Annahme einer Maschine begreiflich seien. Da diese nun unmöglich, bleibt nur etwas Drittes übrig, die Richtigkeit der Annahme einer Lebensautonomie. Der Beweis wird also auf indirektem Wege geliefert, und dafür ist notwendig, daß die Voraussetzungen selbst als gewiß und notwendig anerkannt werden müssen, wie die Axiome in der Geometrie. Der ersten Voraussetzung von Driesch kann man wohl bis zu einem gewissen Grade zustimmen. Denn lebende Organismen sind keine Maschinen, wie der Mensch sie baut. Wenn man Maschinen als Analogien heranzieht, um sich überhaupt gewisse Vorgänge anschaulich zu machen, so ist das sehr berechtigt; aber niemand wird doch den Vergleich so weit treiben, daß

Digitized by Google

es nötig ist, auf die Unfähigkeit der künstlichen Maschinen, sich zu teilen, hinzuweisen. Ganz anders verhält es sich mit der zweiten Voraussetzung. Wohl kein Logiker wird in ihr ein selbstgewisses Axiom anerkennen. Denn wir müßten doch vor allem genau wissen, was chemisch-physikalisch ist, um sicher aussagen zu können, dass etwas anderes, wie z. B. ein Organismus, nur nach Art einer Maschine zu denken ist oder sonst nicht rein chemisch-physikalisch ist. Nun wissen wir nicht, was chemisch-physikalisch ist, wie Driesch selbst zugibt (1902, a, S. 444). Die mechanische Theorie, so außerordentlich ihre Bedeutung ist, so sehr berechtigt sie erscheint, vermag doch nicht alles zu erklären, vor allem nicht die Affinität, die Formbildung von Krystallen etc., gerade jene für die Organismen so wesentlichen Erscheinungen in der anorganischen Natur. Deshalb können wir niemals wissen, wie weit noch die Fortschritte in Chemie und Physik führen, was für neue Möglichkeiten der Erklärung des Lebens sich daraus ergeben. Schon heute ist es doch höchst unwahrscheinlich, diese Erklärung in Analogien mit den Maschinen zu finden; es wird in der Zukunft die Erforschung der chemischen Gleichgewichtszustände, wie sie die moderne physikalische Chemie begonnen hat, viel mehr Aussicht auf Erfolg haben. Jedenfalls ist die Autonomie des Lebens, wie Driesch sie verteidigt, nicht nur nicht bewiesen, sondern überhaupt unbeweisbar.

Es ist zuzugeben, dass die Ansicht, alles Leben auf die Gesetze der Physik und Chemie zurückzuführen, ebenfalls unbeweisbar ist, solange es nicht gelingt, eine lebende Zelle künstlich herzustellen. Diese Ansicht ist nur die richtige Maxime der Naturforschung, sie leitet an, Schritt für Schritt sichere Erkenntnisse zu gewinnen und den Vitalismus immer weiter in die dunkeln Winkel und Höhlen zurückzudrängen. Aber wir wissen nicht, ob nicht stets ein ungelöster Rest übrig bleiben wird, der sich der wissenschaftlichen Erfahrung entzieht. Das wissen wir ebensowenig für die Vorgänge der anorganischen Natur, an die sich die modernen Teleologen als bloße Vitalisten, ungleich ihren konsequenter denkenden Vorgängern, nicht mehr heranwagen.

Digitized by Google

Die vorliegende Arbeit will nicht theoretisch die letzten Fragen, die das Leben stellt, ausführlich erörtern. Meine Absicht ist eine sehr viel bescheidenere: ich will den Nachweis führen, daß gewisse Entwickelungsvorgänge in einer kausalen Abhängigkeit von bekannten äußeren Bedingungen stehen. Jeder solcher Vorgänge besteht aus einer Menge einzelner Prozesse, er ist von einem ganzen Komplex verschiedenartiger und verschiedenwertiger Bedingungen abhängig. Es geht nicht an, nach einer oder der Ursache des Vorganges zu fragen. Daher habe ich von meiner ersten Arbeit ab in diesem Gebiet (1889) den alten und vieldeutigen Ausdruck der Ursache vermieden und nur die Frage gestellt, nach den erkennbaren Bedingungen des Vorgangs.

Bei einer solchen Aufgabe kommt es zunächst darauf an, die überhaupt wirksamen Faktoren soweit zu erkennen, daß der betreffende Vorgang im Experiment hervorgerufen werden kann. Daran reiht sich die weitere Aufgabe die Bedingungen in ihrer verschiedenen Wirkungsweise auf den Organismus kennen zu lernen. In der vorliegenden Arbeit lege ich hauptsächlich Gewicht auf die erste Aufgabe, hoffend, später auch die zweite im Zusammenhang darstellen zu können. Bei dem heutigen Zustande der kausalen Morphologie gilt es vor allem, durch die Kenntnis der Bedingungen möglichst viele Gestaltungsvorgänge der Pflanze willkürlich herbeizuführen. Während bisher die Art des Entwickelungsganges immer als eine durch die innerste Natur des Organismus notwendig begründete Eigenschaft angesehen worden ist, soll gezeigt werden, wie er in mannigfachster Weise abgeändert, oft ganz umgekehrt werden kann. Die Forschung muß sich das Ziel setzen, jede Formbildung durch die Kenntnis ihrer Bedingungen beherrschen zu lernen. Wie der Chemiker die Eigenschaften eines Körpers so kennen muß, daß er sie jederzeit sichtbar machen kann, so muß auch der Botaniker dahin streben, mit entsprechender Sicherheit die Pflanze in seine Hand zu bekommen. Diese Beherrschung des Pflanzenlebens wird, wie ich hoffe, die Signatur der kommenden Botanik werden.

Digitized by Google

II. Ueber Wachstum und Fortpflanzung.

Jede Pflanze, sei es ein Pilz, eine Alge, sei es eine Blütenpflanze, durchläuft in der freien Natur wie in der gewöhnlichen Kultur eine bestimmte Entwickelung. Nach der Keimung des als Ausgangspunkt dienenden Teiles der Zelle oder einer Zellgruppe erfolgt die lebhafte, mit Formveränderungen verbundene Volumvermehrung, die wir als Wachstum bezeichnen; sie besteht bei Algen und Pilzen in der Teilung, Verzweigung der den Thallus zusammensetzenden Fäden, bei Blütenpflanzen in der Ausbildung des Stengels, der Wurzeln und der Blätter. Dann folgt die Bildung der Fortpflanzungsorgane, mit der vielfach, aber nicht immer, ein Endpunkt der individuellen Entwickelung erreicht ist. Die einfachsten Organismen, wie die Bakterien, gewisse Algen und Pilze, sind einzellige Wesen, bei denen jede einzelne Zelle, mag sie auch mit anderen in lockerem Verbande stehen, den ganzen Entwickelungsgang durchlaufen kann. Eine solche Zelle wächst und teilt sich dann; entweder trennen sich die Tochterzellen, wie z. B. bei Flagellaten etc., sofort nach jeder Teilung oder sie bleiben, wie bei manchen Bakterien und Algen, in lockerem Verbande und trennen sich erst später durch einen Spaltungsprozess. In beiden Fällen wird eine lebhafte Vermehrung der kleinen Organismen erreicht. Für die Zwecke meiner Arbeit fasse ich auch diese Erscheinungen unter den allgemeinen Begriff des Wachstums, weil es sich immer nur um die gleichen vegetativen Zellen handelt. Ganz ebenso rechne ich die vegetative Vermehrung der Blütenpflanzen durch Ausläufer, Knollen oder durch Stecklinge von Stengeln und Wurzeln zum Wachstum. Ich lege das Hauptge-

Digitized by Google

wicht für die Definition der Fortpflanzung auf die charakteristische morphologische Ausbildung ihrer Organe, in der sie sich von den vegetativen Teilen unterscheidet.

Die in der freien Natur zu beobachtende Regelmäßigkeit der Entwickelung führt man darauf zurück, daß jedes Entwickelungsstadium diejenigen Veränderungen erzeugt, welche das nächstfolgende veranlasst; man pflegt von „Entwickelungsgesetzen" zu sprechen. Ich zitiere als Beispiel ein paar Sätze aus dem Werk von Reinke (1901, S. 368), die von der Epigenesis handeln. „Sie besteht in einer Folge oder Kette von Erscheinungen, die wir uns unter dem Bilde von Auslösungen vielleicht am besten vorstellen. Die Entstehung jeder Phase wird durch die nächst vorhergegangene ausgelöst. Die Epigenesis wirkt progressiv, eine Entwickelungsstufe bringt die andere hervor. Sie wirkt aber auch kontinuierlich; keine Stufe, kein Entwickelungselement kann übersprungen werden. Jedes Entwickelungsdifferential ist die Bedingung des nächsten; mit maschinenmäßiger Sicherheit und unerläßlicher Notwendigkeit folgt eine Phase aus der andern, bis die erblich überkommene Form vollendet ist."

Alle diese so apodiktisch klingenden Sätze Reinkes beruhen nur auf der Tatsache der regelmäßigen Aufeinanderfolge von Vorgängen. Von einer Notwendigkeit kann man nur dann sprechen, wenn konstante Bedingungen vorausgesetzt werden. Aber von solchen Bedingungen hat Reinke doch keine Kenntnis. Es trifft sehr wohl zu, daß das eine Entwickelungsstadium die Bedingungen für das folgende schafft. Aber daraus folgt nicht, daß es so unter allen Umständen sein muss; es ist theoretisch denkbar, daß die Bedingungen für das eine Stadium auf ganz anderem Wege hergestellt werden könnten und dieses infolgedessen ganz unabhängig von dem vorhergehenden Stadium wäre und ihm ebensogut nachfolgen könnte. Wenn Reinke (1901, S. 367) die Entwickelung einer immanenten Ursache dem „zum Bildungstrieb gewordenen Bildungspotential" zuschreibt, so ist das eine teleologische Auffassung, über die hier nicht weiter zu streiten ist (s. S. 14). Aber die Annahme eines solchen teleologischen Prinzips wird bei Reinke zu einer so festen

Digitized by Google

persönlichen Ueberzeugung, daß er damit wie mit einer Tatsache verfährt. Er folgert aus ihr den Beweis (!), „daß die Fälle, in denen es der Auslösung des Bildungsimpulses durch einen äußeren Faktor bedarf, nur Spezialfälle sind, daß sie das Wesen der Entwickelung nicht berühren". Was das Wesen der Entwickelung ist, wissen wir nicht, ebensowenig was das Wesen eines chemischen Vorganges ist. Wohl aber wissen wir, daß gewisse Entwickelungsvorgänge durch bekannte Faktoren jederzeit willkürlich hervorgerufen werden können. Solche Tatsachen sind überhaupt das einzig Sichere, was wir von den Bedingungen kennen. Von ihnen haben wir auszugehen, unbekümmert, ob noch so vieles Unbekannte existiert, für das vorläufig nur Scheinerklärungen möglich sind.

Der entscheidende Schritt in der Entwickelung der Pflanze ist der Uebergang vom vegetativen Wachstum zur Bildung von Fortpflanzungsorganen. Halten wir uns in den folgenden Betrachtungen zunächst an die niederen Pflanzen, z. B. an die Pilze, so beobachten wir den vegetativen Körper in Form eines fadenförmigen, verzweigten Myceliums, das an den Enden der Fäden fortwächst und immer neu sich verzweigt. Nach einiger Zeit erfolgt die Bildung der Fortpflanzungsorgane, die die Sporen erzeugen. Welche Auffassung von den Lebensproblemen man auch haben möge, jeder wird anerkennen, daß die Fortpflanzung im Leben des Pilzes etwas Neues bedeutet, daß bestimmte innere Veränderungen erfolgen müssen, um an Stelle des ausschließlichen vegetativen Wachstums eine ganz andersartige Lebenstätigkeit hervorzurufen. Diese inneren Veränderungen, die die Fortpflanzung herbeiführen, sind zunächst ganz unbekannt. Wir kennen aber ebensowenig jene inneren Veränderungen, die das Wachstum bedingen, sowohl was sein erstes Erscheinen, als auch was seine Fortdauer betrifft. Wohl aber wissen wir, daß Bewegung und Stillstand, Intensität und Richtung des Wachstums von bestimmten äußeren Bedingungen abhängen. In gleicher Weise verhält es sich mit der Fortpflanzung der niederen Organismen, was in meinen früheren Arbeiten ausführlich nachgewiesen worden ist. Die Erfahrung hat dabei eine sehr wesentliche Tatsache festgestellt: die

Digitized by Google

für die Erregung der Fortpflanzung entscheidenden äußeren Bedingungen sind so deutlich verschieden von den das Wachstum erregenden, wie es theoretisch nach dem Gesetz der Kausalität für die inneren Bedingungen der beiden Lebenstätigkeiten gelten muß. Im allgemeinen wird das Wachstum durch die Gesamtheit alles dessen erregt, was als günstige Ernährung zu bezeichnen ist, während für die Veranlassung des Fortpflanzungsprozesses eine Einschränkung und Veränderung der Ernährung charakteristisch ist.

Die Erkenntnis von der durchgehenden Verschiedenheit in den Bedingungen für Wachstum und Fortpflanzung führt zu einer bedeutungsvollen Frage. Was geschieht, wenn dafür gesorgt wird, daß die Wachstumsbedingungen für das Mycelium in allen seinen Teilen im günstigen sog. optimalen Grade und Verhältnis konstant erhalten werden? Meine Versuche geben die klare und sichere Antwort, daß unter diesen Umständen die Fortpflanzung überhaupt nicht eintritt. So auffallend auf den ersten Blick hin diese Tatsache erscheinen könnte, so ist sie im Grunde selbstverständlich für den, welcher das Kausalitätsgesetz anerkennt. Denn wenn die Bedingungen für eine Formbildung nicht vorhanden sind, so kann sie auch nicht eintreten, gleich, ob es sich um die Fortpflanzung oder z. B. um eine Krystallisation handelt. Die Uebereinstimmung der theoretischen Ueberlegung mit der praktischen Erfahrung sichert die Richtigkeit der Ueberlegung. Das Verhalten des Myceliums beweist, daß keine von der Außenwelt ganz unabhängige innere Bedingung, mag sie auch existieren, im stande ist, unter völlig normalen Lebensbedingungen die Entwickelung bis zu dem als Endziel beurteilten Prozeß zu führen. Die Voraussetzung für den Nachweis ist die praktische Beherrschung aller Wachstumsbedingungen des betreffenden Organismus. Ohne eine solche Beherrschung ist die Frage weder im positiven noch negativen Sinne zu beantworten; sie bleibt dann eben unentschieden.

In einer früheren Arbeit (1899, S. 74; 1900, S. 75) habe ich die experimentellen Belege angeführt. Ich erinnere an den auf toten Fliegen wachsenden Pilz, Saprolegnia mixta, dessen

Digitized by Google

Mycelium in ununterbrochenem Wachstum sechs Jahre hindurch gehalten wurde; ich erinnere an das Plasmodium eines Myxomyceten, das seit drei Jahren unaufhörlich wächst. Gleich, ob das Mycelium und das Plasmodium drei Tage oder drei Jahre hindurch gewachsen waren, stets ließen sich an Stücken von ihnen in wenigen Tagen die Fortpflanzungsarten, deren sie ihrer Struktur nach fähig sind, hervorrufen, sobald die dafür nötigen Bedingungen geschaffen wurden. Die von mir geprüften Ascomyceten und Basidiomyceten verhielten sich in gleicher Weise, wenn ich die Versuche auch nicht so lange fortgesetzt habe.

Die gleiche Erscheinung von dem Ausbleiben der Fortpflanzung (Sporenbildung) bei fortgesetzter guter Ernährung zeigt sich nach den Versuchen von Buchner und Schreiber bei den aëroben Bakterien; für die anaëroben Bakterien hat Matzuschita (1902) dasselbe nachgewiesen. Bei den Bakterien werden für den Versuch einzelne Zellen von Zeit zu Zeit in frische Nährlösung übertragen. Bei den Pilzen benutzt man zur Uebertragung auf ein frisches Nährsubstrat irgend ein Stück des älteren Myceliums. In diesem Falle könnte jemand einwerfen, daß bei jeder Uebertragung eine Verletzung des Myceliums stattfände, die zu einer Hemmung der Fortpflanzung beitragen könnte. Nun werden aber diese Verletzungen bei Mycelien und Plasmodien sehr schnell innerhalb der ersten Stunde beseitigt. Selbst wenn das nicht so schnell der Fall wäre, so würde der Einwand deshalb ganz bedeutungslos sein, weil die gleiche Verletzung die Fortpflanzung nicht im geringsten hindert, wenn das Mycelstück den für sie charakteristischen Bedingungen ausgesetzt wird.

Auch für chlorophyllhaltige, niedere Pflanzen, wie die Algen, läßt sich der entsprechende Nachweis wie für Pilze und Bakterien führen. Die einzellige Chlamydomonas media (Klebs 1896, S. 432) zeigt ein ununterbrochenes Wachstum mit Teilung und Spaltung unter günstigen Ernährungsbedingungen; jederzeit läßt sich die geschlechtliche Fortpflanzung durch Aenderung der Ernährung veranlassen. Die schlauchförmigen Fäden einer Vaucheria, wie z. B. geminata, verhalten sich im

Digitized by Google

Prinzip gleich. Bei dieser Alge kann man sich in der freien Natur dort, wo sie in lebhaft strömenden Bächen wächst, von ihrem ausschließlichen vegetativen Wachstum leicht überzeugen; ihre Geschlechtsorgane sind durch Aenderungen der Bedingungen in wenigen Tagen hervorzurufen.

Alle diese Tatsachen hebe ich hier noch einmal hervor, weil sie nach meiner Meinung den festen Grund liefern, auf dem sich überhaupt eine Physiologie der Fortpflanzung erheben kann. Aber es ist nötig, die von andern Forschern gemachten Einwände gegen meine Folgerungen ins Auge zu fassen. In seiner Arbeit über organische Regulationen führt Driesch (1901, S. 33 u. 103) die von mir untersuchten Pilze als Beispiele an für die adaptive Regulation, bei der ein äußerer Reiz eine nur quantitativ gekennzeichnete, dem Reiz proportionale Wirkung herbeiführen soll. Die Veränderung der Ernährung soll nur die Fortpflanzungsprozesse beschleunigen, „die sonst allerdings auch eingetreten wären". Man fragt sich nun, woher weiß Driesch, daß die Fortpflanzung von selbst eingetreten wäre, obwohl meine Experimente das Gegenteil bewiesen haben. Seine Meinung kann sich nur auf die gewöhnliche Beobachtung stützen, nach der ein Pilz auf einer sich selbst überlassenen Kultur schließlich zur Fortpflanzung übergeht. Warum er das tut, ist nicht selbstverständlich, wie man es immer angenommen hat, sondern stellt gerade das Problem vor, das uns hier beschäftigt. Ich werde später zeigen, daß der Pilz nur deshalb zur Fortpflanzung kommt, weil er bei der begrenzten, ihm zur Verfügung stehenden Nahrungsmenge durch seine eigene Tätigkeit diejenigen Veränderungen des Substrates herbeiführt, die den Prozeß der Fortpflanzung auslösen. Das kann man eine mechanische oder „maschinenmäßige" Regulation nennen. Die Hauptsache ist: man kann infolge der Kenntnis der Bedingungen das Leben des Pilzes nach Belieben regulieren, wie man es eben wünscht, ihn wachsen oder sich fortpflanzen lassen. Den Kernpunkt der ganzen Frage wird man am besten erkennen, wenn ich auf die Bemerkungen Pfeffers eingehe. Ich zitiere den ganzen für die Frage wichtigen Abschnitt (1901, S. 250):

Digitized by Google

„Die Erfahrungen an Blütenpflanzen, Farnen, Moosen lassen keinen Zweifel, daß auch bei voller Konstanz der äußeren Verhältnisse eine spezifische Ontogenese durchlaufen wird, die endlich zur Formierung von asexuellen oder sexuellen oder von beiderlei Fortpflanzungsmitteln führt. In diesem Falle werden also die veränderten Bedingungen, durch welche die Ontogenese der äquipotentiellen Zellen in eine neue Bahn gelenkt wird, in selbstregulatorischer Weise durch die inneren Wechselwirkungen erzielt, während bei den besagten Algen und Pilzen zur Erreichung des analogen Zieles eine Modifikation der Außenbedingungen notwendig ist. Jedenfalls gibt es also Organismen, in denen eine bestimmte Rhythmik (Generationswechsel), die jedesmal mit der Bildung von irgend einem Fortpflanzungsorgan abschließt, ohne Veränderung in den Außenverhältnissen zu stande kommt und vermutlich wird Derartiges bis zu einem gewissen Grade auch bei bestimmten Algen und Pilzen, insbesondere bei höher organisierten vorkommen. Ja, es ist nicht ausgeschlossen, daß in einer bestimmten (konstanten) Konstellation der Außenbedingungen eine Vaucheria (oder ein anderer einfacher Organismus) in selbstregulatorischer Weise einen bestimmten Cyklus wiederholt, also z. B. nach einer gewissen Entwickelung Zoosporen oder Sexualorgane bildet. Gegen eine solche Möglichkeit spricht keineswegs die Erfahrung, daß unter Umständen nur vegetatives Wachsen von statten geht. Denn ein solches Verhalten wird unter bestimmten Außenbedingungen auch an Blütenpflanzen beobachtet, in denen dann erst nach der Modifikation der äußeren Faktoren die auf die Produktion von Blüten abzielende Tätigkeit beginnt."

Auf Grund der Beobachtungen an Blütenpflanzen hält es Pfeffer für möglich daß bei einem Thallophyten, wie Saprolegnia oder Vaucheria die Fortpflanzung durch innere autonome Regulation eintritt. Für die vorliegende Frage kommt es nicht auf irgend eine „konstante Konstellation der Außenbedingungen" an, sondern auf eine ganz bestimmte, nämlich auf die günstigen Ernährungs- und Wachstumsbedingungen. Denn wenn ich eine andere Kombination von Bedingungen

Digitized by Google

konstant erhalte, so kann ich mit gleicher Sicherheit eben die entsprechende Fortpflanzung oder durch periodischen Wechsel der Bedingungen den ganzen Generationswechsel herbeiführen. Es kann sogar eine konstante Bedingung bei manchen Pflanzen als ein immer von neuem eingreifender Reiz den Fortpflanzungsprozeß bewirken. So wirkt Lichtmangel und der damit verknüpfte Stillstand der Ernährung fortdauernd als ein Reiz, der bei Vaucheria die Zoosporenbildung auslöst. Alles dieses umfaßt Tatsachen, die gerade die Stützen meiner Auffassung sind. Dem eigentlichen Einwand Pfeffers werden wir erst näher treten, wenn wir untersuchen, was man sich unter einer Selbstregulation zu denken hat. In der spezifischen Struktur des Organismus, z. B. eines Pilzes, muß eine Einrichtung vorhanden sein, durch die nach einer gewissen Zeit des Wachstums bei unveränderten äußeren Bedingungen eine innere Veränderung erfolgt, die die Fortpflanzung auslöst. Bei der heutigen Sachlage wird man von einem rein empirischen Standpunkt aus die Möglichkeit zugeben, wenn auch ein Beweis dafür nicht geliefert ist. Ich habe selbst in meiner früheren Arbeit (1900, S. 78) an eine solche Möglichkeit gedacht und besonders an die Kieselalgen, die Diatomeen, erinnert, an denen die Streitfrage vielleicht gelöst werden könnte. Nach der heute herrschenden Auffassung bedingt die Verkieselung der Zellhaut die Unfähigkeit der Zelle, in der Richtung einer Axe zu wachsen. Infolgedessen werden sie durch fortgesetzte Teilungen immer kleiner, bis dann bei Erreichung eines gewissen Minimums die Auxosporenbildung eintritt, durch die die Zellen wieder ihre Maximalgröße erreichen. Mit dieser Verkleinerung könnte eine Aenderung der Ernährung verbunden sein, auch dann, wenn die äußeren Ernährungsbedingungen günstig bleiben. Der Grund für die Auslösung der Fortpflanzung würde demnach in der spezifischen Eigenschaft der Diatomeen liegen, Kieselsäure einzulagern. Die Theorie der Auxosporenbildung ist aber durchaus unsicher und unbewiesen. Wenn sie aber richtig wäre, so würde sich von meinem Standpunkt aus eine neue Frage erheben. Die Einlagerung von Kieselsäure hängt doch von äußeren Bedingungen, vor allem von dem Gehalt der

Digitized by Google

Umgebung an Kieselsäure ab. Man müßte versuchen, die Einlagerung dieses Stoffes in der Zellhaut, wie bei anderen Pflanzen so herabzusetzen, daß sie wachstumsfähig wäre, um dann die Bedingungen der Auxosporenbildung zu erforschen.

Bei den von mir untersuchten Pilzen und Algen liegt nun das ganze Problem viel durchsichtiger vor. Wenn eine solche Selbstregulation existiert, so müßte sie doch eintreten, wenn die Bedingungen, welche gerade als die normalen bezeichnet werden, vorhanden sind — und das geschieht tatsächlich nicht. Aber noch auf einem anderen Wege läßt sich die Richtigkeit meiner Folgerungen beweisen. Man bewirke durch die bestimmten Einflüsse der Außenwelt die Entstehung der inneren Veränderungen, die den Fortpflanzungsprozeß einleiten; man lasse ihn ruhig eine Zeit lang sich abwickeln. Dann prüfe man, was geschieht, wenn man wieder die für das Wachstum günstigen Bedingungen in der Außenwelt herstellt. Solche Untersuchungen habe ich mit verschiedenen Organismen ausgeführt. Die Resultate sind verschieden je nach der Spezies, vor allem je nach dem Stadium der Entwickelung. Wenn die Fruchtanlage im wesentlichen fertig ist, so kann sie auch ihre letzte Reife erreichen. Ist sie gerade in der Bildung der eigentlichen Fortpflanzungszellen begriffen, z. B. der Eizellen bei Saprolegnia, der Sporen bei Ascomyceten, so wirkt die frisch zugeführte Nahrung förmlich wie ein Gift, das die ganzen Organe tötet. In etwas jüngerem Stadium wird der Prozeß rückgängig gemacht, das Fortpflanzungsorgan wird zu einem vegetativ wachsenden Thallus. Der Organismus hat demnach im letzteren Falle nicht die Fähigkeit, unter normalen Wachstumsbedingungen ein bereits in Entwickelung begriffenes Fortpflanzungsorgan auszubilden und vor dem Vegetativwerden zu schützen. Wenn das nicht einmal möglich ist, um wie viel geringer ist die Wahrscheinlichkeit, daß unter den genannten beständig wirkenden Bedingungen auch nur ein kleiner Schritt in der Richtung geschieht. Selbst wenn man aber der Vorstellung anhinge, daß nach einem gewissen Wachstum die die Fortpflanzung auslösenden Veränderungen „von selbst“ eintreten, so würde ihnen tatsächlich keine Bedeutung zukommen,

Digitized by Google

da sie immer wieder beseitigt würden. Die Annahme einer von der Außenwelt ganz unabhängigen Selbstregulation läßt sich nie direkt widerlegen; wohl kann man aber zeigen, daß sie sowohl unbewiesen wie ganz unnötig ist.

Das Nichteintreten der Fortpflanzung bei günstigen Wachstumsbedingungen kann noch in anderer Weise ausgedrückt werden. Man kann sagen: diese Bedingungen bewirken eine Hemmung, infolgederen das, was der Struktur des Organismus nach möglich ist, nicht zur Verwirklichung gelangt. Diese Aussage bedeutet nichts mehr, als wenn man den Mangel der krystallinischen Form der Kohlensäure auf unserer Erdoberfläche auf eine Hemmung zurückführen würde. Dagegen kann man den Begriff der Hemmung in eine bestimmtere Fassung bringen, wenn man sich die Tatsache vergegenwärtigt, daß zur Veranlassung der Fortpflanzung eine Menge verschiedenartiger Bedingungen nötig ist. Sowie nur eine einzige von diesen überhaupt nicht, oder wenigstens nicht in dem richtigen Grade innerhalb gewisser Grenzen vorhanden ist, so erfolgt keine Fortpflanzung, auch wenn sie an und für sich erfolgen sollte. Dann kann man sehr wohl von einer Hemmung sprechen, ebenso von einer Beseitigung der Hemmung. So kommen gewisse Pilze nie zur Fortpflanzung, auch wenn die nötige Veränderung der Ernährung wirksam ist, solange sie sich in einem flüssigen Nährmedium befinden. Bei der Alge Vaucheria wie bei anderen Gattungen hängt die Eizellenbildung von einer gewissen Intensität des Lichtes ab. Ich habe die Alge in Nährlösung bei einem relativ schwachen Licht sechs Jahre hindurch in vegetativem Wachstum erhalten; sowie man einen Teil der Kultur hell stellte, so erfolgte die Fortpflanzung. Niemand wird daran zweifeln, daß der Organismus, solange der hemmende Einfluß besteht, nicht „von selbst“ zur Fortpflanzung kommt. Nun hindern günstige Ernährungsverhältnisse doch tatsächlich völlig die Fortpflanzung; warum sollte man auf einmal annehmen, daß in diesem Falle der Organismus die gänzliche Hemmung ohne Grund beseitigen könnte. Der große Unterschied in den beiden Methoden, die Fortpflanzung zu unterdrücken, liegt darin, daß bei Anwendung der günstigen

Digitized by Google

Ernährungsbedingungen sich der Organismus in intensivster Lebenstätigkeit befindet, während mit der Anwendung bestimmter hemmender Einflüsse doch schließlich eine Schädigung verbunden ist. In beiden Fällen aber würde bei fortbestehender Hemmung das Auftreten der Fortpflanzungsorgane von allergrößter Bedeutung sein. Nach meiner Auffassung würde man nachsehen müssen, ob nicht eine Aenderung der spezifischen Struktur vorliegt, ob nicht eine sog. Mutation im Sinne von de Vries eingetreten ist. Die Wahrscheinlichkeit dafür ist deshalb nicht groß, weil hier eine Mutation unter konstanten Bedingungen erfolgt wäre. Ich komme in dem letzten Kapitel auf die ganze Frage zurück.

In der zitierten Darlegung Pfeffers spielt die Berufung auf die höheren Pflanzen eine Hauptrolle. Zweifellos sind bei diesen ungemein viel kompliziertere, innere, regulativ und korrelativ wirkende Bedingungen wirksam, die wir nicht im geringsten übersehen. Und dennoch könnten die Blütenpflanzen ein dem Prinzip nach gleiches Verhalten wie die Thallophyten zeigen. Die gewöhnlichen Kulturerfahrungen, geschweige die Beobachtungen in der freien Natur, wie sie bisher gewonnen worden sind, kommen für die Entscheidung der Frage nicht in Betracht, weil diese nie richtig gestellt und daher auch nicht beantwortet worden ist. Denn es fehlt solchen Kulturen das wesentliche Merkmal, welches bei den Pilzkulturen entscheidend ist. Ein Mycelium kann nur dann ununterbrochen wachsen, wenn es seiner ganzen Ausdehnung nach den günstigen Ernährungsbedingungen ausgesetzt ist. Sowie nur ein Teil, sei es durch die Wirkung des Pilzes auf die Umgebung, sei es durch direkte Einflüsse der Außenwelt, eine Aenderung in seiner Ernährung erfährt, so kann an diesem Teil der Anlaß für die Fortpflanzung entstehen.

Vielleicht gelingt es später, phanerogame Parasiten, wie Epipogon, Coralliorrhiza, künstlich zu ernähren; dann könnte der Versuch, wie bei den Pilzen, eingerichtet werden. Noch schwieriger und aussichtsloser würde wohl der Versuch sein, den Vegetationspunkt einer grünen Pflanze künstlich zu ernähren. Nach unseren heutigen Kenntnissen wird der Vege-

Digitized by Google

tationspunkt, in welchem die Entscheidung liegt, ob er vegetativ wachsen oder zur Blüte kommen wird, nur indirekt ernährt. Seine Ernährung ist allein vermittelt durch die anderen Organe, Blätter, Stengel und Wurzeln, die untereinander in den bisher nicht aufgeklärten Wechselbeziehungen stehen. Aus der Verschiedenheit dieser einzelnen Organe folgt, daß die einfache Konstanz gewisser Bedingungen im Hinblick auf die ganze Pflanze für den Versuch gar nicht geeignet ist. Die optimalen Ernährungsbedingungen sind für die Hauptorgane, Blätter und Wurzeln, durchaus nicht gleich; man wird daher für jede Pflanze das richtige Verhältnis erforschen müssen, in welchem die Tätigkeiten dieser Organe für die Ernährung der Vegetationspunkte am meisten leisten. Dazu kommt die sehr große praktische Schwierigkeit, längere Zeit hindurch eine bestimmte Kombination von äußeren Bedingungen irgendwie konstant zu erhalten. Was man bis jetzt bei Kulturen im freien Lande oder in Töpfen als Konstanz der Bedingungen angenommen hat, besteht in Wirklichkeit aus großen, teils periodischen, teils ganz unregelmäßigen Schwankungen.

Seit mehreren Jahren habe ich nach geeigneten Pflanzen gesucht, bei denen es mit den mir zu Gebote stehenden Hülfsmitteln gelingt, die Schwierigkeiten bis zu einem gewissen Grade zu überwinden. Zuerst habe ich an Wasserpflanzen gedacht, bei denen, wie Goebel (1893, S. 371) hervorgehoben hat, die üppige Entwickelung der Vegetationsorgane die Blütenbildung in einigen Fällen hindert. Aber bisher habe ich das geeignete Objekt nicht unter den Wassergewächsen, sondern unter den Landpflanzen gefunden. Es ist die überall verbreitete Glechoma hederacea (Gundermann, vergl. Irmisch 1856), die im Sommer in Form vegetativer, kriechender Ausläufer lebt, im Frühjahr aus deren Knospen aufrechte, blühende Triebe entwickelt. Von einem Ausläufer im Herbst 1900 ausgehend, habe ich die Pflanze seitdem in ununterbrochenem Wachstum während der ganzen Zeit gehalten. Ich habe in meinem Versuchsgewächshaus für möglichst günstige Ernährungsbedingungen gesorgt: gute nahrhafte Erde, die von

Digitized by Google

Zeit zu Zeit gewechselt wird, zur Sommerszeit Begießen mit verdünnter Wagnerscher Nährlösung, relativ feuchte Luft, dabei aber doch die Möglichkeit lebhafter Transpiration, geeignete Temperatur, helles Licht. Nie hat die Pflanze auch nur den Versuch gemacht, blühende Triebe zu bilden, und sie wird es auch nach meiner Ueberzeugung ebensowenig tun können, wie eine Saprolegnia oder Vaucheria unter entsprechenden Bedingungen. Im Sommer lasse ich die Pflanze ungestört wachsen; in jedem Herbst reduziere ich durch Abschneiden der Triebe die Pflanze bis auf den ursprünglichen Stock.

Fig. 1. Glechoma hederacea. $^6/_7$ nat. Gr. Ein blühender Trieb an seiner Spitze in einen horizontal kriechenden Ausläufer umgewandelt.

In den Monaten November bis Januar könnte die Lichtintensität zeitweise unter das Minimum sinken, welches an und für sich für die Blütenbildung nötig ist (vergl. Vöchting 1893), obwohl Glechoma mehr zu den Schatten- als zu den Lichtpflanzen gehört. In der übrigen Zeit des Jahres war keine Bedingung für sich allein imstande, die Fortpflanzung zu unterdrücken; wohl aber leistete das die Gesamtheit der Bedingungen in dem betreffenden Gewächshaus — am meisten wohl die höhere Temperatur im Winter und Frühjahr nebst der relativ großen Feuchtigkeit. Man kann auch den anderen Versuch machen, den ich bei der Besprechung der Pilze erwähnt habe, man kann junge oder ältere Blütentriebe in das Gewächshaus bringen. Ganz ausnahmslos schlagen alle auf-

Digitized by Google

rechten, blühenden Triebe in den rein vegetativen Zustand zurück (Fig. 1)[1]), ein Vorgang, der in der freien Natur bei Glechoma häufig beobachtet wurde (vergl. z. B. Maige 1900, S. 328, Goebel 1900, S. 643).

Wie bei einer Alge oder einem Pilze tritt uns bei einer solchen vegetativ fortwachsenden Phanerogame die Frage entgegen, ob sie auch zur Blütenbildung gebracht werden könne. In der Tat gelingt der Versuch, wenn auch die Bedingungen noch lange nicht genügend erforscht sind. Man braucht nur Ableger der ursprünglichen Ausgangspflanze im Sommer in kleinen Töpfen zu kultivieren, im Winter kühl zu stellen. Dann treiben die Knospen im folgenden Frühjahr blühende, orthotrope Stengel. Aber es ist nicht einmal nötig, ein ganzes Jahr zu warten. Ich habe Ableger der Pflanze von 1900 im März 1902 in kleinem Topf mit begrenzter Nährstoffmenge in der Erde, relativ trocken und möglichst hell kultiviert. Ende Juni zeigten

Figur 2. Glechoma hederacea. $^6/_7$ nat. Gr.
Ein Ausläufer, von der seit November 1900 kultivierten Pflanze abstammend, bei der Kultur seit 23. April in hellem Licht, relativer Trockenheit, direkt Blüten im Juli tragend. An den blütenbildenden, hinteren Knoten brechen auch Wurzeln hervor. Gez. 17. Juli 1902.

1) Die Abbildungen der Blütenpflanzen sind sämtlich von meiner Frau nach der Natur gezeichnet worden.

Digitized by Google

sich die ersten Blüten, weitere folgten in den ersten Wochen des Juli. Besonders merkwürdig war dabei die Tatsache, daß keine orthotropen Triebe gebildet wurden, vielmehr die Blüten an den horizontal kriechenden Ausläufern selbst erschienen (Fig. 2), während sie sonst nur an aufrechten Trieben gebildet werden. Es ist demnach alle Hoffnung vorhanden, Glechoma wie einen Pilz so beherrschen zu lernen, daß man Wachstum oder Fortpflanzung nach Belieben zur Entfaltung bringen kann. Dazu genügt bei Glechoma die Kenntnis der äußeren Bedingungen, die dem Vegetationspunkt durch eine lange Kette innerer Vorgänge übermittelt werden. Wie Glechoma werden sich zahlreiche andere Blütenpflanzen verhalten. Seit Herbst 1900 erhalte ich eine andere Phanerogame, Fragaria lucida, in beständigem vegetativem Wachstum, ferner Rumex acetosa u. a. Der Grundgedanke, der seit meiner ersten Arbeit über Hydrodictyon mich leitete, die Fortpflanzung durch Erkennen ihrer wesentlichen Bedingungen zu erforschen, wird sich bei den hoch organisierten Blütenpflanzen ebenso bewähren, wie bei den einfachen Thallophyten.

Digitized by Google

III. Ueber Umänderungen des Entwickelungsganges.

Die bisher geschilderten Tatsachen lehren bereits, in welcher Weise bei Pilzen, Algen, Blütenpflanzen eine Aenderung der Ontogenese bewirkt werden kann. Denn wenn ein Organismus unter normalen Bedingungen unaufhörlich wachsen muß, ohne irgend ein Ziel und Ende zu erreichen, so bedeutet das in der Tat für ihn eine gewaltige Umwälzung des gewöhnlichen Entwickelungsganges. Was als Fortpflanzung im allgemeinen bezeichnet worden ist, besteht bei vielen Pflanzen aus verschiedenartigen Formbildungen, die regelmäßig aufeinanderfolgen, wie z. B. die ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Organe. Es fragt sich daher weiter: wie weit kann man die normale Ontogenese ändern, wenn alle die Entwickelungsstufen, die der Organismus seiner Natur nach fähig ist, zur Ausbildung gelangen? Als Ausgangspunkt nehme ich das Verhalten eines Pilzes, wie Saprolegnia, der auf toten Fliegen im Wasser seine gesamte Entwickelung durchlaufen kann (1898) (Figur 3). Das aus einer Zoospore entstehende Mycelium dringt in den Insektenkörper ein und verbreitet sich darin. Dann treten die Pilzfäden in das umgebende Wasser und gehen bald an den Enden in Zoosporenbildung über. Nachdem eine Zeit lang dieser Prozeß intensiv stattgefunden hat, beginnt an älteren Teilen der Fäden die Bildung der Geschlechtsorgane resp. der Oosporen. Sie geht soweit fort, bis die Nahrung erschöpft ist; die noch vorhandenen Reste des Protoplasmas sammeln sich in Form der Gemmen. Bei jeder solchen

Digitized by Google

Ontogenese, wie ich sie hier geschildert habe, pflegt man (siehe S. 25) zu sagen: jedes Entwickelungsstadium erzeugt von sich aus diejenigen inneren Veränderungen, welche das nächstfolgende hervorrufen.

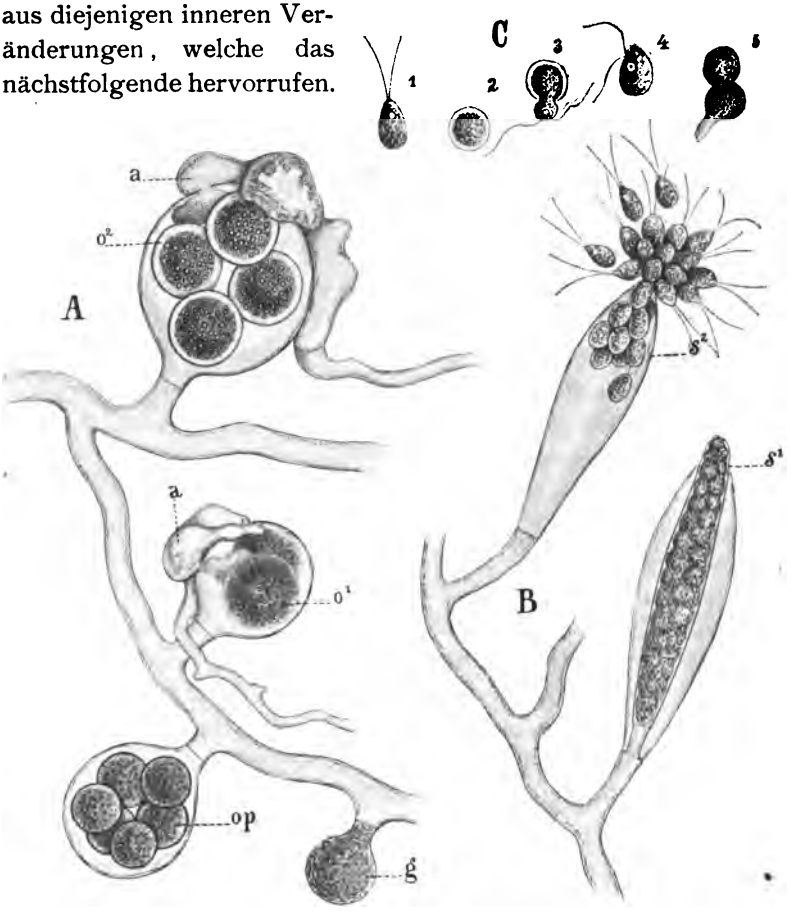


Fig. 3. Saprolegnia mixta.

A Faden mit Geschlechtsorganen: a Antheridium, das einen Befruchtungsschlauch in das Oogonium hineingetrieben hat; o^1 Eizelle, o^2 Oospore mit Membran umgeben. op Eizellen, sicher ohne Befruchtung zu Parthenosporen umgewandelt; g junges Oogonium. B Faden mit Sporangien: s^1 reif nach Durchwachsung eines älteren entleerten Sporangiums; s^2 Zoosporen oben austretend. C Zoosporen und ihre Keimung: 1 Zoospore, wie sie aus dem Sporangium heraustritt; 2 zur Ruhe gekommene Zoospore; 3 Bildung der 2ten Zoosporenform; 5 deren Fadenkeimung.

Man glaubt damit für die regelmäßige Aufeinanderfolge der Stadien eine Erklärung gegeben zu haben, obwohl irgend

Digitized by Google

ein wirkliches Verständnis nicht erreicht ist. Diese Einsicht wird sich am ehesten in solchen Fällen anbahnen lassen, in denen die inneren Veränderungen für jedes Stadium in notwendiger Beziehung zu bestimmten Aenderungen der Außenwelt stehen. Das gilt nach meinen Versuchen für Saprolegnia, bei der jedes Entwickelungsstadium von charakteristischen Bedingungen abhängt. Deshalb ist es möglich, die Ontogenese in mannigfaltigster Weise zu verändern. Ich will aus meiner früheren Arbeit nur einige wesentliche Fälle anführen:

1. Ununterbrochenes, lebhaft fortdauerndes Wachstum: In allen guten Nährlösungen, solange frische unveränderte Nahrung vorhanden ist.
2. Rasche und vollständige Umwandlung des Myceliuminhaltes in Form von Zoosporangien: Nach Versetzung eines gut ernährten (s. 1) Myceliums in reines Wasser.
3. Wachstum neben fortlaufender Zoosporenbildung: Z. B. bei Mycelien in Agar-Albumin, das in fließendem Wasser sich befindet.
4. Wachstum, dann lebhafte Oosporenbildung: In Lösungen von Leucin (0,1 %) Hämoglobin (0,05—0,1 %).
5. Wachstum, dann Sporangienbildung, später Oosporenbildung: Nach Versetzung des Myceliums aus Gelatine-Fleischextrakt in Wasser, bei Kultur auf toten Insekten.
6. Wachstum und nebeneinander Sporangien- und Oosporenbildung: In Wasser mit etwas Fibrin oder Syntonin.
7. Wachstum, dann Oosporen-, später Sporangienbildung: Nach kräftiger Ernährung des Myceliums in 0,01 % Hämoglobin.

Man kann auch einen regelmäßigen Rhythmus in der Abwechselung von Wachstum und Sporangien- oder Oosporenbildung herbeiführen, wenn man die Bedingungen periodisch ändert; kurz, man kann nach allen nur denkbaren Möglichkeiten die Ontogenese verändern. Der unter sog. normalen Bedingungen (Kultur auf toten Insekten) erfolgende Entwickelungsgang ist nur ein Spezialfall unter den verschiedenen möglichen Fällen; er kommt nur deshalb in der freien Natur besonders

Digitized by Google

häufig vor, weil hier gerade die für ihn maßgebenden Bedingungen sich am leichtesten verwirklichen.

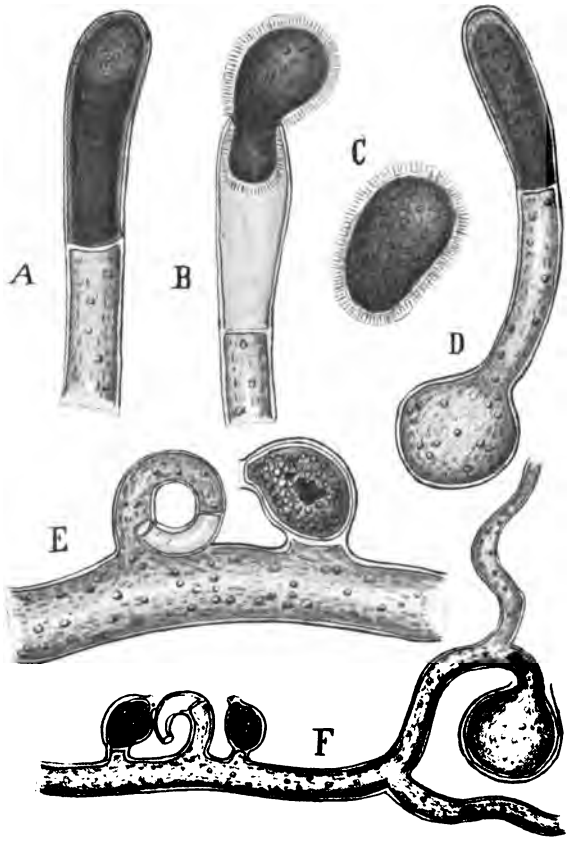


Fig. 4. Vaucheria repens.

A Das Ende eines Fadens mit jungem Zoosporangium. B Zoospore heraustretend. C Zoospore frei. D Keimling, aus der Zoospore entstanden, gleich wieder ein Zoosporangium bildend. E Ein Fadenstück mit Geschlechtsorganen, links gekrümmtes Antheridium, rechts Oogonium mit reifer Oospore, in deren Mitte ein rotbrauner Fleck. F Thallus, aus der gekeimten Oospore entstanden, gleich wieder Geschlechtsorgane bildend, 2 Oogonien mit 1 Antheridium. In dem Keimschlauch der Oospore liegt der rotbraune, nicht veränderte Fleck.

Als zweites Beispiel nehme ich eine chlorophyllhaltige Alge Vaucheria repens (Klebs 1896), die sich einerseits durch ungeschlechtliche Zoosporen, andererseits durch geschlechtlich erzeugte Oosporen fortpflanzt (Fig. 4). Man kann leicht und sicher folgende Formen der Entwickelung veranlassen:

1. Ununterbrochenes, vegetatives Wachstum: In frischen anorganischen Nährlösungen bei hellem Licht, in selten gewechselten Nährlösungen selbst bei schwachem Licht.

2. Fortgehende Zoosporenbildung bis zur völligen Erschöpfung des Thallus: Nach vorhergehender kräftiger Ernährung im Wasser, in konstanter Dunkelheit.

Digitized by Google

3. Regelmäßige Abwechselung von Wachstum und Zoosporenbildung: Im Wasser bei Abwechselung von Licht und Dunkelheit.
4. Wachstum und fortgehende Oosporenbildung: Bei Kultur auf feuchtem Boden in Luft.
5. Wachstum, dann Zoosporen-, später Oosporenbildung: Zuerst in Nährlösung, dann in Wasser bei hellem Licht.
6. Wachstum, dann Oosporen-, später Zoosporenbildung: Zuerst auf feuchtem Boden, dann in Wasser oder verdünnter Nährlösung.

Vaucheria repens verhält sich also im Prinzip wie Saprolegnia, und was für diese beiden gilt, gilt nicht weniger für andere Pilze und Algen; das läßt sich stets nachweisen, wenn man die Bedingungen für die verschiedenen Entwickelungsformen kennt und praktisch verwirklichen kann. Ich verweise auf meine Arbeiten (1896), besonders auf die kleine Abhandlung über den Generationswechsel (1899, S. 209).

Die verschiedenen Abweichungen von der als typisch angenommenen Ontogenese lassen sich bei den Thallophyten vielfach in der freien Natur beobachten, weil eben auch hier, ganz wie in meinen Versuchen, die dafür nötigen Kombinationen von äußeren Bedingungen walten können. So kommen z. B. Vaucheria repens oder clavata oder geminata, im Falle sie in dem strömenden Wasser der Bäche vorkommen, niemals zur Oogonienbildung; wohl kann bei den beiden ersten Arten unter Umständen Zoosporenbildung eintreten. Andererseits kommt Vaucheria repens auf feuchtem Boden wohl zur Oosporenbildung, nicht aber zur Zoosporenbildung, es sei denn zufällig eine Ueberschwemmung eingetreten. Sehr bekannt ist für viele Pilze, daß sie draußen oder auch in Kulturen nur in einer Art sich fortpflanzen, obwohl sie zu einer andern sehr wohl fähig sind. Das berühmteste Beispiel dieser Art ist Penicillium glaucum, einer der verbreitesten Organismen auf unserer Erde, der aber nie anders als in seiner Conidienform auftritt. Die höhere Fruchtform ist bisher nur unter besonderen Bedingungen in der Kultur von Brefeld (1874) beobachtet

Digitized by Google

worden. Alle diese Erscheinungen sind von der von mir vertretenen Anschauung aus insofern verständlich, als sie die notwendigen Folgen der Beziehungen sind, die zwischen den spezifischen Eigenschaften der einzelnen Organismen und den Bedingungen der Außenwelt herrschen. Die Annahme eines teleologischen Prinzipes, das das Endziel, die sog. höhere Fruchtform, erstrebt und seine Erreichung bewirkt, steht mit den Tatsachen nicht im Einklang; es ist völlig überflüssig.

Bei allen den genannten niederen Organismen können wir von einem kleinen Stück des Thallus ausgehen, in welchem die spezifische Struktur vorhanden ist, mit der alle Möglichkeiten der Entwickelung gegeben sind, d. h. die Fähigkeit, in bestimmter Weise zu wachsen, Zoosporen resp. Conidien, männliche und weibliche Organe oder ungeschlechtliche Früchte, Ruhezustände verschiedener Art zu bilden. In der Struktur selbst liegt nach den Versuchen nichts, was eine bestimmte Reihenfolge der Entwickelungsvorgänge notwendig machte. Die Entscheidung über die Verwirklichung irgend einer der Möglichkeiten liegt in der inneren Beschaffenheit der Zelle, in dem, was ich als innere Bedingungen bezeichne. Sie hängen ab von der Herkunft des Thallusstückes von einem anderen Thallus, wodurch es eine gewisse Quantität und Qualität von Nährstoffen, Fermente oder gewisse physikalische Bedingungen, wie osmotischen Druck u. s. w., erhalten hat. Besitzt das Thallusstück eine genügende Größe, so dient dann die Außenwelt dazu, die für jede Entwickelung nötige Auslösung zu bewirken. Sinkt das Stück unter ein gewisses Minimum oder hat es vom Mutterthallus her ungenügende innere Bedingungen, so muß vorher eine Ernährung von außen erfolgen, bis das Stück den geeigneten Nährzustand erreicht hat. Bei Vaucherien, Saprolegnien und anderen Algen und Pilzen lassen sich durch die Art der Einwirkungen der Außenwelt die bis jetzt bekannten Möglichkeiten der Entwickelung jederzeit sichtbar machen. Aber es gibt Organismen, deren Potenzen unter den gewöhnlichen Verhältnissen der Kultur nicht ihre geeigneten Bedingungen finden, ebenso wie es z. B. anorganische Stoffe gibt, die sehr schwer, manchmal

Digitized by Google

gar nicht zur Krystallisation zu bringen sind. Erst durch mühseliges Versuchen gelingt es, die Bedingungen herzustellen, die zur Bildung von Fruchtkörpern gewisser Ascomyceten u. dergl. nötig sind. Es gibt zahlreiche Pilze, das Heer der Fungi imperfecti, bei denen bisher nur die Conidienform bekannt ist, und es läßt sich nicht entscheiden, ob sie wirklich nur in der Form existieren, was doch möglich wäre, oder ob man ihre andere Fruchtform wegen der Unkenntnis ihrer Bedingungen noch nicht erhalten hat.

Auch diejenigen, welche meinen Folgerungen, soweit sie die niederen Organismen betreffen, zustimmen, werden wohl zunächst der Meinung sein, daß diese Wesen eine besondere Stellung einnehmen und daß Schlüsse von ihnen aus auf die Blütenpflanzen nicht berechtigt seien. Ich habe lange gezögert, die Verallgemeinerung zu wagen, um so mehr, als meine Versuche in den ersten Jahren wenig erfolgreich waren. Das hat sich jetzt wesentlich geändert, nachdem ich mich mit den Lebensbedingungen der Blütenpflanzen näher vertraut gemacht habe. Zweifellos läßt sich das ganze Problem aus früher angegebenen Gründen sehr viel schwieriger angreifen; aber nicht minder zweifellos lassen sich bei Blütenpflanzen im Princip ähnliche Verschiebungen des Entwickelungsganges herbeiführen, wie bei den Thallophyten. Ich nehme als Beispiel die allgemein verbreitete Pflanze Ajuga reptans. Sie findet sich im Herbst in Form der sog. Rosetten, d. h. kurzer, gestauchter Stengel mit dicht aufeinander folgenden Blattpaaren und überwintert als solche. Im Frühjahr entwickelt sich der Vegetationspunkt der Rosette zu einem gestreckten, aufrechten Stengel, der die Blüten bildet und nach der Fruchtreife abstirbt. Unterdessen sind aus den Achseln der Rosettenblätter auf dem Boden kriechende Ausläufer entstanden, die während des Sommers sich verlängern und dann gegen den Herbst hin an ihrer Spitze zu einer Rosette werden. Bisweilen kommt eine solche Rosette bereits im Herbst zur Blüte. (Vergl. dazu Irmisch 1856, Maige 1900, Goebel 1900.)

Meine Untersuchungen weisen nun eine Reihe von Veränderungen dieses typischen Entwickelungsganges nach. Gehen

Digitized by Google

wir von einer kräftigen Rosette aus, so ist ihr Vegetationspunkt durch die vorhergehende Entwickelung der Pflanze einseitig gerichtet, d. h. es sind in ihm selbst, wie in den mit ihm zusammenhängenden Geweben, bereits alle Bedingungen vorhanden, die seine Entwickelung zu einem Blütentrieb bestimmen. Dafür ist eine gewisse Wärme, Feuchtigkeit und bis zu einem gewissen Grade auch Licht notwendig. Bei einer genügenden Temperatur bildet die Rosette den Trieb. Er ist aufrecht, orthotrop, d. h. er erhebt sich negativ geotropisch, wenn man ihn aus seiner vertikalen Stellung bringt. Seine Internodien sind anfangs länger als die der Rosette, kürzer als die des Ausläufers. Die Blätter sind ungestielt, oval, sitzen mit breiter Basis auf, während die Rosettenblätter deutlich gestielt, größer und länger gestreckt und am Rande deutlicher gekerbt sind. Gegen die Spitze werden die Blätter immer kleiner, schließlich zu ganz kleinen, reduzierten Hochblättern. Niemals entwickelt unter gewöhnlichen Umständen der Trieb Wurzeln. In den Achseln der Blätter sitzen die Blüten in Scheinquirlen.

Von den äußeren Faktoren nimmt das Licht eine besondere Stellung ein. Es ist unnötig für die Streckung des Triebes, dagegen sehr wesentlich für die ganze Ausgestaltung der Blätter und Blüten. Treibt man von vornherein im Dunkeln eine Rosette, z. B. im Herbst oder Winter, so entstehen noch Blütenknospen, die aber nicht zur Entfaltung gelangen. Waren die Knospen vorher dem Licht ausgesetzt, können sich die Blüten entwickeln. Man kann nun die Temperatur, die Feuchtigkeit des Bodens und der Luft, die Intensität des Lichtes variieren; man kann die Rosette ohne weitere Zufuhr von Nährsalzen oder mit solchen kultivieren. Alles wirkt auf die Formgestaltung der Internodien, Blätter und Blüten ein. Aber der wesentliche Entwickelungsgang erscheint immer durchaus typisch. Obwohl Ajuga ganz allgemein in Mitteleuropa verbreitet und von den Systematikern seit Jahrhunderten untersucht worden ist, so ist doch nur ein einziger sicherer Fall bekannt (Penzig 1894, S. 250), daß ein solcher zentraler Blütentrieb sich in einen Ausläufer verwandelt hat. Maige

Digitized by Google

(1900, S. 264), der die Pflanze sehr sorgfältig untersucht und verschiedenartige Versuche angestellt hat, konnte eine Abweichung in der Entwickelung des zentralen Blütentriebes nicht feststellen. Dagegen macht Maige aufmerksam, daß Triebe, die sich aus den Achseln der Rosettenblätter entwickeln, anfangs orthotrop sind und Blüten tragen, später zu Ausläufern werden können.

Unter den zahlreichen Versuchen im Sommer 1901 gelang es mir nur bei zwei Pflanzen, einer stark behaarten Form aus der Umgebung von Jena, die Umwandlung des zentralen Blütentriebes in eine Rosette zu beobachten (Figur 5). Im folgenden Sommer unternahm ich eine noch größere Anzahl von Versuchen und fand dann schließlich eine Methode, die zum Ziele führte. Die abgeschnittenen, bereits blühenden Triebe wurden mit ihrem unteren Ende in Wasser gesteckt und einer Temperatur von 27° und sehr feuchter Luft im Dunkeln während 10—14 Tagen ausgesetzt. Darauf stellte ich die Kulturen hell und feucht. Anfangs im Dunkeln bildete der Trieb seine angelegten Blüten aus, wuchs dann stärker in die Länge, die Blütenknospen blieben klein. Im Licht konnten solche wieder normal blühen. Aber der Vegetationspunkt war verändert, er trieb bald Blätter, die mehr und mehr den Charakter der Ausläufer oder Rosettenblätter annahmen. Die Figur 6 stellt ein solches Exemplar dar. Immer traten an den neuen Internodien Wurzeln auf, häufig auch in den Achseln der früheren Hochblätter Seitensprosse. Durch die angegebene Behandlungsweise werden demnach die anscheinend so unveränderlichen inneren Bedingungen

Fig. 5. Ajuga reptans. $^6/_7$ nat. Gr.
Ein stark behaartes Exemplar aus der Umgebung von Jena. Die Inflorescenz am 9. Juni 1901 als Steckling in 0,2 Knoplösung, in feuchter Luft in einem nach Norden gelegenen Gewächshäuschen; die Spitze in eine Rosette übergehend; gez. 19. Sept.

Digitized by Google

verändert, so daß der Vegetationspunkt eine andere Entwickelung einschlägt, entweder gleich zu einer Rosette oder vorher zu einer Art Ausläufer wird.

Fig. 6. Ajuga reptans. $^6/_7$ nat. Gr. Inflorescenzsteckling seit 27. Mai 1902 im Wasser gestellt, im Thermostaten bei 27°, am 9. Juni feucht u. hell. Die Spitze in einen Ausläufer ausgehend, der durch das Gewicht seiner Endrosette abwärts geneigt war. Am Ausläuferteil Wurzeln aus den Knoten; an den alten Inflorescenzknoten kleine Seitenrosetten. Am 2. September 1902 gezeichnet ohne den wurzeltragenden unteren Teil.

Aus den theoretischen, in der Einleitung gegebenen Ueberlegungen folgt, daß die inneren Bedingungen eines Rosetten-Vegetationspunktes durch die vorhergehende Entwickelung im notwendigen Zusammenhange mit Einflüssen der Außenwelt entstanden sind. Will man also von vornherein die Entwickelung der Rosette ändern, so müssen die Bedingungen während ihrer Entstehung geändert werden. Deshalb habe ich im Laufe des Sommers 1902 Ajuga unter verschiedenen Lebensbedingungen erzogen. Ich kultivierte z. B. Rosetten in einem Topf, der, soweit die Erde reichte, unter Wasser in einem Bassin des Viktoriahauses stand. Im Herbst wurde die Kultur im Dunkeln bei 27° eine Woche hindurch angetrieben und dann hell gestellt. Der Vegetationspunkt der Rosette ging unmittelbar zur Bildung eines Ausläufers über; die Bildung des Blütentriebes war ganz ausgeschaltet. Einen solchen Fall hat Maige (1900, S. 264) in der freien Natur

Digitized by Google

beobachtet. Andere Rosetten, die feucht und hell unter Glas standen, wurden im Herbst in gleicher Weise behandelt. Hier entstanden orthotrope Triebe, die anfangs deutliche Hochblätter entwickelten, aber zu keiner Bildung von Blüten kamen; sie erzeugten bald Wurzeln und gingen an der Spitze zur Bildung eines Ausläufers über (Figur 7).

Der Vegetationspunkt einer Rosette ist ursprünglich der eines kriechenden Ausläufers gewesen. Wenn man die Umänderungen noch weiter treiben will, so muß man den Ausläufer selbst verschiedenartigen äußeren Bedingungen aussetzen, so daß die inneren des Vegetationspunktes von vornherein geändert werden. Wenn man Ausläuferenden abschneidet, im Sommer hell und relativ trocken kultiviert, so entstehen daraus Rosetten. Das Abschneiden ist ein bequemes Hülfsmittel, aber nicht durchaus notwendig. Denn wenn man Pflanzen mit jungen Ausläufern in einem Topf mit begrenzter Nahrungsmenge sehr hell und trocken kultiviert, so bilden alle in relativ kurzer Zeit Rosetten. Stellt man entsprechende Pflanzen in sehr nahrhafter Erde hell und feucht, so wachsen die Ausläufer bis gegen den Herbst hin fort. Seit August habe ich einen solchen Ausläufer an der Pflanze wachsen lassen, dann im Herbst abgeschnitten, in frischer Erde warm und feucht kultiviert, und der Ausläufer wuchs auch den ganzen Winter als solcher ununterbrochen weiter. Andere Ausläufer solcher Mistbeetpflanzen waren im Herbst doch schon verändert. Sie blieben, aufrecht hingestellt, in verti-

Fig. 7. Ajuga reptans. $^6/_7$ nat. Gr.
Orthotroper Trieb, aus einer Rosette entstanden; vom 19. Sept. bis 24. Sept. 1902 bei 27° im Thermostat kultiviert, dann in feuchtem Gewächshaus. Trieb mit Hochblättern, aber ohne Blütenanlagen, an den Knoten zum Teil Wurzeln, oben in einen Ausläufer ausgehend. Am 16. Januar 1903 gez.

Digitized by Google

kaler Stellung, fingen in der feuchten Luft an, eine Art gestreckter Rosette zu bilden, gingen dann zur Bildung von Hochblättern über, um doch wieder ausläuferartig zu werden. Schließlich, wenn man vom Frühjahr ab Pflanzen mit jungen Ausläufern recht sonnig und relativ trocken hält, so gestalten sie sich im Juli, August direkt zu blühenden Trieben; die Bildung der Rosette ist ganz ausgeschaltet (Figur 8).

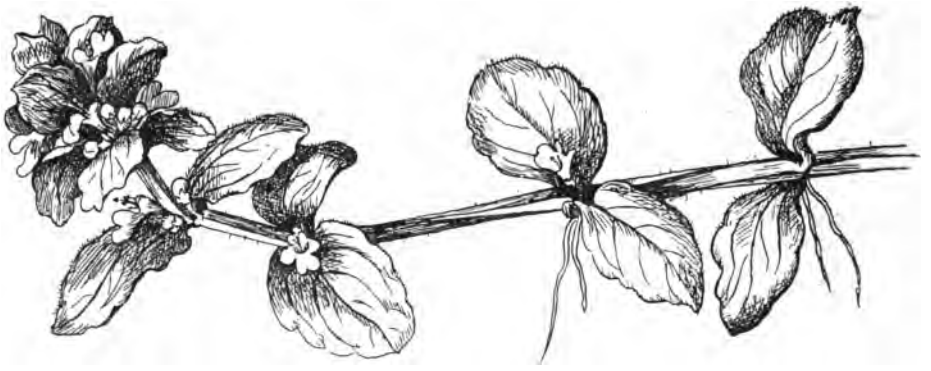


Fig. 8. Ajuga reptans. $^5/_6$ der nat. Gr.
Ausläufer aus einer Rosette entstanden, die seit Mai hell und trocken kultiviert war, direkt in einen blühenden Trieb übergehend; an einem noch mit Wurzeln versehenen Knoten eine einzelne Blüte in der Achsel eines Blattes.

Wenn man rein theoretisch die Möglichkeiten der Veränderungen eines Ajuga-Vegetationspunktes überlegt, so kann man sich folgende Fälle der Entwickelung denken:

I. Die Spitze eines Ausläufers
   1. wird zu einer Rosette (typischer Fall),
   2. wird zu einem Blütentrieb,
   3. bildet einen fortwachsenden Ausläufer.

II. Die Spitze einer Rosette (früher eines Ausläufers)
   1. wird zu einem Blütentrieb (typischer Fall),
   2. wird zu einem Ausläufer,
   3. bildet eine fortwachsende Rosette.

III. Die Spitze eines Blütentriebes (früher einer Rosette)
   1. stirbt nach der Fruchtreife ab (typischer Fall),
   2. wird zu einer Rosette,

Digitized by Google

3. wird zu einem Ausläufer,
4. bildet einen fortwachsenden Blütentrieb.

Von allen diesen Möglichkeiten der Entwickelung läßt sich die Mehrzahl in meinen Versuchen verwirklichen. Es fehlt zunächst noch die fortwachsende Rosette. Ich besitze seit Herbst 1901 eine Kultur mehrerer Rosetten, die seit der Zeit anscheinend sich erhalten haben. Doch habe ich früher nicht darauf geachtet, ob es wirklich die gleichen Rosetten geblieben sind. Ferner fehlt der fortwachsende Blütentrieb; bisher ist es mir nicht gelungen, das Absterben ohne Metamorphose zu verhindern in ähnlicher Weise, wie wir es später für Veronica anagallis kennen lernen werden.

Die Tatsachen lehren, daß der in der freien Natur zu beobachtende Entwickelungsgang von Ajuga, wie er in der Aufeinanderfolge von Ausläufer, Rosette, Blütentrieb verläuft, nur ein Spezialfall ist, der eben den gewöhnlichen Bedingungen der freien Natur entspricht. Einer anderen Kombination äußerer Bedingungen entspricht auch eine andere Art des Entwickelungsganges. Jedes einzelne Stadium kann vollkommen ausgeschaltet werden, gewisse Stadien lassen sich als solche andauernd erhalten. Man kann auch die Stadien in verschiedener Reihenfolge aufeinanderfolgen lassen. In erster Linie habe ich bei der Darstellung die zeitliche Folge berücksichtigt; aber ebenso läßt sich der Entstehungsort der verschiedenen Organe in den Versuchen in hohem Grade verändern. Neue Ausläufer oder Rosetten entstehen im typischen Fall nur in den Achseln der Rosettenblätter; aber sie können ebensogut am Blütentrieb entstehen. Seine Basis ist nach dem Abschneiden sehr geneigt, neue Rosetten zu bilden; aber auch in den Achseln aller oberen Hochblätter kann man Rosetten hervorrufen. Beyjerinck (1886, S. 97) hat aufmerksam gemacht, daß an abgeschnittenen Wurzeln von Ajuga reptans Rosetten entstehen; sie können ebensogut aus unverletzten Wurzeln hervorgehen, die aus Blütentrieben entstanden sind und im Wasser hell kultiviert werden (Fig. 9). Wurzeln entstehen im typischen Fall nur an den Knoten der Ausläufer; sie entstehen

Digitized by Google

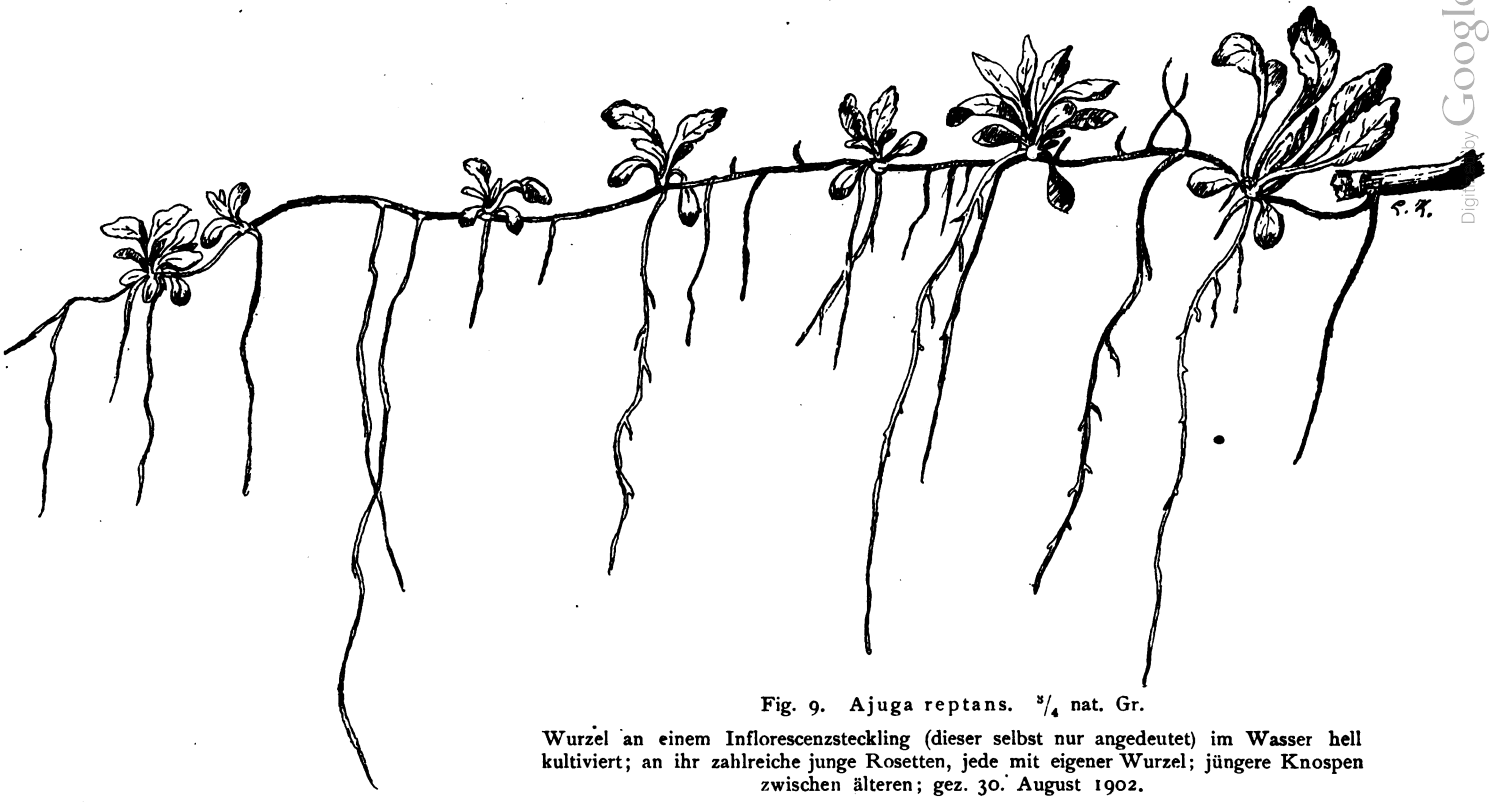


Fig. 9. Ajuga reptans. $^3/_4$ nat. Gr.

Wurzel an einem Inflorescenzsteckling (dieser selbst nur angedeutet) im Wasser hell kultiviert; an ihr zahlreiche junge Rosetten, jede mit eigener Wurzel; jüngere Knospen zwischen älteren; gez. 30. August 1902.

Digitized by Google

in feuchter Luft an den Rosetten zwischen den Blattpaaren, sie können an den Knoten der Blütentriebe bei geeigneter Kultur hervorgehen. Die Länge der Internodien, namentlich aber die Größe und Gestalt der Blätter ist je nach den äußeren Bedingungen sehr großen Schwankungen unterworfen. Die Blüten treten im typischen Fall nur in den Achseln der Hochblätter auf; aber sie können auch in den Achseln von Ausläuferblättern entstehen (Fig. 8), und später wird man sie vielleicht ebenso gut bei den Rosettenblättern zur Entwickelung bringen. Die Gestalt der Blüten ist im allgemeinen weniger veränderlich, aber wohl nur deshalb, weil ich die Bedingungen noch nicht genügend variiert habe. Die Farbe und Größe schwankt beträchtlich; im Thermostaten habe ich ganz weiße kleine Blüten erhalten. Besonders bei der Umwandlung des Blütentriebes in einen Ausläufer beobachtete ich mancherlei Variationen, z. B. auffallend große Blüten mit doppeltem Kelch, an dem die inneren Zipfel halb blumenblattartig umgestaltet waren. Relativ konstant war bisher in den Versuchen die Blattstellung, wenn ich auch an den metamorphosierten Trieben zerstreut stehende Blätter gesehen habe. So wie man einmal auf diese relativ konstanten Charaktere achten wird, so wird man sie variieren können. Es giebt wohl kein einziges Merkmal, das nicht variationsfähig ist. Eine Konstanz ist stets gebunden an eine Konstanz der Bedingungen; mit der Veränderung dieser ist eine Variation verknüpft. Nur durch den Versuch lassen sich die Grenzen der Variation bestimmen (s. S. 8).

Die in dem vorhergehenden Kapitel erwähnten Versuche mit Glechoma hederacea geben ein weiteres Beispiel für die Veränderlichkeit des Entwickelungsganges. Jede intensive Beschäftigung mit den Lebensbedingungen einer Pflanze, sei es eine Alge, ein Pilz oder eine Phanerogame, wird weiteres bestätigendes Material herbeischaffen. Es ist nun die Aufgabe des Physiologen, die Bedingungen für jedes Entwickelungsstadium zu erforschen; die außerordentliche Schwierigkeit liegt, ganz abgesehen von der unbekannten spezifischen Struktur, in unserer höchst fragmentarischen Kenntnis der inneren Be-

Digitized by Google

dingungen, ihrer chemischen und physikalischen Beschaffenheit. Deshalb können wir auch den Entwickelungsgang, wie er in der freien Natur vor sich geht, in seiner Notwendigkeit, d. h. in seiner Abhängigkeit von den Bedingungen nicht ganz begreifen. Bei niederen Pflanzen vermag man sich aber bereits eine gewisse Vorstellung davon zu machen. Wenn sich z. B. ein Keim von Saprolegnia auf dem Körper einer im Wasser schwimmenden toten Fliege festsetzt, so dringen die Hyphen, dem chemischen Reiz gewisser Nährstoffe folgend, in den Körper und verbreiten sich hier. Da die nächste Umgebung der Fliege durch Diffusion ebenfalls Nährstoffe enthält, so wachsen die Hyphen in das Wasser hinein. Sehr bald kommen sie in Schichten, die nahrungsarm sind; die Enden der Hyphen werden dadurch angereizt zur Zoosporenbildung. Da der äußere Reiz fortdauert, die Fäden vom befallenen Tierkörper immer wieder mit Nahrung versehen werden, so geht die Zoosporenbildung weiter. Dann kommt der Moment, wo die Nährstoffe durch das Wachstum, die Zoosporenbildung, im Substrate sich stark verringern. Diese Nahrungsveränderung, die das ganze Mycel erfährt, wird zu dem Reiz, die Bildung der Geschlechtsorgane zu veranlassen. Nach völliger Erschöpfung ziehen sich die letzten Reste des Protoplasmas in Ruhezustände, die Gemmen, zurück.

Bei der regelmäßigen Aufeinanderfolge der Entwickelungszustände wirkt also tatsächlich der Pilz selbst mit; seine Tätigkeit bedingt z. B. die Folge der geschlechtlichen Fortpflanzung auf die Zoosporenbildung und das Wachstum. Der Pilz reguliert also seine Entwickelung in bestimmter Weise. Doch müssen notwendig äußere Einflüsse mitwirken außer Temperatur und Sauerstoff, die Nährstoffarmut der Umgebung der Hyphenenden. Bei einer Alge wie Vaucheria kann ein Entwickelungsstadium fast ausschließlich direkt von der Außenwelt abhängen wie die Zoosporenbildung, die durch verschiedene Reize ausgelöst wird. Für die geschlechtliche Fortpflanzung kommt wieder als wesentlicher äußerer Faktor das Licht in Betracht. Da aber zugleich eine Verminderung des Nährsalzgehaltes in der Umgebung für den Prozeß sehr förderlich ist, so kann die Alge auch durch ihre Nährsalzaufnahmen

Digitized by Google

diese Bedingungen herbeiführen. Wir sehen also, daß Veränderungen, die der Organismus selbst durch seine Tätigkeit veranlaßt, wie Veränderungen, die direkt durch die Außenwelt bedingt werden, zusammenwirken, um die Entwickelungszustände überhaupt und ihre Reihenfolge hervorzurufen. Entscheidend aber ist, daß die Veränderungen durch „Selbstregulation" jederzeit durch bestimmte äußere Einflüsse ersetzt oder ausgeschlossen werden können. Deshalb gelingt es eben, den Entwickelungsgang innerhalb der durch die Struktur gegebenen Grenzen beliebig zu verändern, gemäß den Wünschen des Experimentators künstlich zu regulieren.

Bei den Phanerogamen liegt die Sache, wie schon mehrfach hervorgehoben worden ist, viel schwieriger; die Einflüsse der Veränderungen, die von der Pflanze selbst ausgehen, lassen sich nicht scharf von den direkten Einflüssen der Außenwelt unterscheiden. Aber die willkürliche Regulation des Entwickelungsganges gelingt nicht minder wie bei den Thallophyten.

Da ich auf eine eingehende Analyse der Bedingungen von Entwickelungsprozessen in dieser Arbeit nicht eingehen will, so begnüge ich mich hier mit einigen allgemeinen Bemerkungen, zu denen meine Forschungen über Algen und Pilze geführt haben. Bei der Entstehung irgend eines Bildungsprozesses, wie dem eines Fortpflanzungsorganes wirken stets mannigfaltige äußere Bedingungen zusammen. Aber sie müssen nach ihrer sehr verschiedenartigen Bedeutung gesondert werden. Ich unterscheide zunächst die allgemeinen und die speziellen Bedingungen. Zu den ersten rechne ich alle diejenigen, welche überhaupt bei jedem Lebensprozeß wirksam sind, wie Temperatur, Sauerstoff, Feuchtigkeit, Nahrung. Für jede dieser allgemeinen Bedingungen gibt es ein Optimum der Wirkung; für jeden Lebensprozeß müssen sie in einem optimalen Grade und Verhältnis zu einander wirksam sein, wenn er selbst in günstigster Weise ablaufen soll. Sind nun diese Bedingungen für die Ernährung sehr günstig, so erfolgt lebhaftes vegetatives Wachstum, und dann befindet sich gleichzeitig der Organismus in dem höchsten Reizzustande, in welchem andere Bedingungen seine weiteren Ent-

Digitized by Google

wickelungsformen herbeiführen können. In den einfacheren Fällen, bei gewissen Pilzen und Algen, hat der Organismus die genügende Energie aufgespeichert, so daß es nur einer besonderen Auslösung bedarf, um ihn zur Bildung von Fortpflanzungsorganen zu bringen. Bei Pilzen mit komplizierten Früchten, aber auch bei vielen Algen kann für die erste Ausbildung der Organe noch eine weitere Zufuhr von Energie in Form von Nahrung nötig sein.

Hat man einen kräftig ernährten, vegetativen Thallus eines Pilzes oder einer Alge zur Verfügung, so kann man die verschiedenen Fortpflanzungsweisen veranlassen, sobald man die für jede charakteristischen, speziellen Bedingungen einwirken lässt. Diese unterscheiden sich in gewissen Beziehungen untereinander wie von denen für das vegetative Wachstum. Unter diesen speziellen Bedingungen eines Bildungsprozesses sucht man diejenige herauszusondern, die unter allen Umständen für die Erregung des Prozesses notwendig und als der auslösende formative Reiz (Herbst 1895, S. 721) zu bezeichnen ist. Hier beginnt bereits das Gebiet der Hypothese. In einfachen Fällen kann man mit grosser Wahrscheinlichkeit den formativen Reiz angeben. Bei der Zoosporenbildung von Saprolegnia liegt er in der Wegnahme von gewissen organischen Nährstoffen aus der unmittelbaren Umgebung der Hyphenenden. Eine spezielle Bedingung dafür, die aber nicht den Charakter des auslösenden Reizes trägt, ist die Umgebung der Hyphen mit Wasser, während ein Wachstum der Hyphen auch in feuchter Luft stattfindet. In vielen anderen Fällen ist es bisher nicht möglich, unter den speziellen Bedingungen den formativen Reiz sicher zu erkennen. Denn für die Fortpflanzung vieler Pilze (namentlich Asco- und Basidiomyceten) ist neben einer Nahrungsänderung im Substrate eine Einwirkung der Luft nötig; ja bei gewissen Arten (Coprinus nach Brefeld etc.) kommt noch das Licht hinzu. Wenn ich auch dazu neige, der Nahrungsänderung die wesentlichste Rolle zuzuschreiben, so ist es doch eine Hypothese, die eigentlich nur dem Streben nach Vereinheitlichung entspringt. Denn schließlich könnten doch zwei Reize notwendig in

Digitized by Google

gleichem Grade zusammenwirken, um den Bildungsprozess zu veranlassen.

Eine zweite Schwierigkeit in der Erkennung des formativen Reizes liegt in der Tatsache, daß der gleiche Fortpflanzungsprozeß durch verschiedene Reize ausgelöst wird. Die Zoosporenbildung von Vaucheria (Klebs 1896) wird erregt 1. durch Ueberführung der Fäden aus Luft in Wasser, 2. durch Versetzung der Fäden aus einer anorganischen Nährlösung in Wasser, 3. durch Verdunkelung. Bei Hydrodictyon kann man Zoosporenbildung erreichen einmal durch die Versetzung aus Nährlösung in Wasser, ferner durch den Uebergang aus fließendem Wasser in ruhig stehendes. Aehnliche Beispiele sind Protosiphon, Bumilleria, Draparnaldia u. a. Man wird jedenfalls zunächst von der Voraussetzung ausgehen, daß die inneren Veränderungen oder die inneren formativen Reize für einen bestimmten Bildungsprozeß stets die gleichen sind, aber von verschiedenen äußeren Reizen hervorgerufen werden können. Bei der Besprechung der wirksamen Faktoren, die pathologische Gewebebildungen veranlassen, geht auch Küster (1903, S. 274) von der gleichen Voraussetzung aus. Gleiche Gewebebildungen werden doch wahrscheinlich von gleichen inneren Ursachen abhängen, wenn auch die äußeren Faktoren ungleichartig sind.

Für solche Fälle, wie Vaucheria, habe ich mir die Vorstellung gemacht (in dem bisher nicht veröffentlichten allgemeinen Teil meiner Thallophyten-Untersuchungen), daß als innerer Reiz der Zoosporenbildung stets der gleiche Faktor, nämlich eine Verringerung des osmotischen Druckes, wirksam ist. Die verschiedenen äußeren Reize veranlassen eben alle die Entstehung dieser inneren entscheidenden Veränderung. Einen interessanten Fall, in dem sicher eine solche Verminderung des osmotischen Druckes die Zoosporenbildung auslöst, hat Livingston (1900) für Stigeoclonium nachgewiesen. Aber ich muß zugeben, daß die Annahme für Vaucheria noch hypothetisch ist; es könnte auch sein, daß die Verminderung des osmotischen Druckes nur eine Begleiterscheinung einer anderen Veränderung ist. In anderen Fällen der Zoosporenbildung ist die Annahme noch schwieriger durchzuführen, oder man wird

Digitized by Google

zu anderen Annahmen gedrängt, wenn man beachtet, wie z. B. bei Oedogonium der Prozeß durch konzentrierte Zuckerlösung nicht aufgehalten und unter Umständen (Oedog. capillare, Klebs 1896, S. 287) sogar sehr gefördert wird. Für die Fruchtbildung vieler Algen und Pilze gehört überhaupt eine Konzentration organischer Nährstoffe zu den inneren Bedingungen, ohne daß sich zunächst der eigentliche innere formative Reiz erkennen läßt.

Bisher bin ich von der Voraussetzung ausgegangen, daß die Pilze und Algen sich in einem optimalen Ernährungs- und damit Reizzustande befanden. Man kann diesen Zustand ändern, d. h. die inneren Bedingungen verändern, und die Folge davon ist ein oft ganz abweichendes Verhalten der Außenwelt gegenüber. So kann ich durch Veränderung der Qualität der Nahrung das Mycelium von Sporodinia so verändern, daß es nur die Conidienform, nicht aber die geschlechtlichen Organe bildet, selbst wenn alle äußeren Bedingungen gerade diese Bildung hervorrufen sollten. Man erkennt an solchen Fällen, wie wesentlich für das Verständnis die begriffliche Trennung der spezifischen Fähigkeiten und der inneren Bedingungen ist. Denn die ersteren kann ich nicht verändern, wohl aber die ihnen zugehörigen Bedingungen. Besonders wichtig ist der Reizzustand für das Verhalten vieler Algen. Sowie die Ernährungsbedingungen vom optimalen Grade abweichen, ein Mangel an Nährsalzen, ein zu helles Licht, eine zu hohe Temperatur einwirken, geraten die Algen, wie Hydrodictyon, Spirogyra etc., in einen Zustand, in welchem sie auf die sonst die Fortpflanzung auslösenden Reize nicht mehr reagieren. Oder sie reagieren noch auf die Reize der Zoosporenbildung, aber nicht mehr auf die der geschlechtlichen Fortpflanzung. Durch geeignete Kultur kann man solche Algen wieder ganz reaktionsfähig machen. In anderen Fällen wird die Reaktionsfähigkeit nicht aufgehoben, sondern nur der Reizzustand derartig verändert, daß für die Erregung des gleichen Fortpflanzungsprozesses andere äußere Reize erfolgreich sind. Die Zellen von Protosiphon lassen sich, wenn sie auf feuchtem Lehm aufgewachsen sind, zur Schwärmer-(Gameten-)bildung durch

Digitized by Google

Ueberführung in Wasser bringen, und dabei ist es gleichgültig, ob der Versuch im diffusen Licht oder im Dunkeln gemacht wird. Wenn ich aber die Zellen in einer anorganischen Nährlösung kultiviere, so ist das sicherste Mittel für die Schwärmerbildung die Verdunkelung. Entsprechende Erscheinungen lassen sich für Oedogonium und besonders für Bumilleria (Klebs 1896, S. 386) nachweisen.

So wenig nun die inneren Vorgänge in den Zellen der Thallophyten bekannt sind, die Kenntnis der äußeren genügt zu einer weitgehenden Beherrschung des Organismus. Bei den Phanerogamen sind wir noch weit entfernt die Pflanzen in solchem Grade in die Hand zu bekommen; aber es sind alle Aussichten dafür vorhanden, daß es auch bei ihnen gelingen wird.

Digitized by Google

IV. Ueber Metamorphosen von Pflanzenorganen.

Die Entwickelung eines vegetativen Ausläufers aus einem blühenden Trieb, wie sie von Glechoma und besonders von Ajuga vorhin beschrieben worden ist, stellt ein deutliches Beispiel für die Umwandlung eines Organes in ein anderes vor. Solche Umwandlungen oder Metamorphosen sind bei Pflanzen der freien Natur in Form von Mißbildungen sehr häufig; hier interessieren vor allem jene Metamorphosen, die experimentell durch Sachs, Goebel, Vöchting, Lothelier u. a. herbeigeführt worden sind. Goebel (1898, S. 8), der, an Sachs sich anschließend, sehr wertvolle Beiträge zur kausalen Aufhellung der Metamorphosen geliefert hat, versteht darunter die Umbildungen von Organen, die im Leben eines Individuums auftreten und experimentell faßbar und beweisbar sind. Ferner beschränkt Goebel den Begriff auf solche Fälle, wo nach der Umbildung ein deutlicher Funktionswechsel vorhanden ist. Für meine vorliegende Aufgabe will ich den Begriff in entsprechender Weise wie Goebel fassen, ich lege dabei besonders Gewicht darauf, alle Umänderungen hineinzuziehen, gleich, ob sie experimentell beweisbar sind oder im gewöhnlichen Laufe der individuellen Entwickelung aus sog. inneren Gründen auftreten. Diese normale oder typische Metamorphose, wie sie sich z. B. in den aufeinanderfolgenden Formen der Blätter, Nieder-, Laub-, Hochblätter, dann der verschiedenen Blütenblätter etc. ausdrückt, hat Goethe (1790) erkannt und beschrieben, wie er sagt (l. c., S. 57) „ohne Anmaßung, die ersten Triebfedern

Digitized by Google

der Naturwirkungen entdecken zu wollen". Uns interessieren in erster Linie gerade diese Triebfedern. Ich gehe von der Voraussetzung aus, daß, wenn eine Blattanlage, die zu verschiedenem fähig ist, an dem einen Orte zu einem Niederblatt, an einem anderen zu einem Laubblatt wird, dies geschieht, weil an dem betreffenden Orte ein bestimmter Komplex innerer Bedingungen herrscht. Die inneren formativen Veränderungen werden für eine bestimmte Blattform stets die gleichen sein. Im Experiment kann man die Umbildung durch gewisse äußere Einflüsse veranlassen, aber oft durch verschiedenartige Mittel. Deshalb kann man nicht behaupten, daß die Pflanze bei der normalen Metamorphose die gleichen Mittel anwendet. Wohl aber geben die Experimente den einzigen Anhaltspunkt, um später die maßgebenden inneren Bedingungen überhaupt zu erkennen.

Goebel hebt mit Recht hervor, daß eine Umbildung eines Organes mit einem Funktionswechsel verbunden ist. Wenn er auch (1898, S. 9) sagt, daß die Umbildung durch den Funktionswechsel „bedingt" sei, so schränkt er doch diesen Satz ein. Denn an anderer Stelle (l. c., S. 6) spricht er nur von einem Zusammenhang der Entwickelungsänderung mit einer Funktionsänderung. In dieser Frage nach dem Verhältnis von Form und Funktion wird in neuerer Zeit geradezu der Funktion eine formbestimmende Bedeutung beigelegt. So erklärt z. B. Wettstein (1902 u. 1903) als die Voraussetzung des von ihm verteidigten Lamarckismus die Lehre von der „funktionellen Anpassung". Der Darwinismus soll nach Wettstein annehmen, daß die Veränderung bei einer Anpassungserscheinung vom Organ ausgeht und die Aenderung der Funktion nach sich zieht. Nach dem Lamarckismus soll dagegen die Funktion das Organ entsprechend umgestalten. Wettstein sagt (1902, S. 21): „Unsere biologischen Gesamterfahrungen beweisen aber unzweifelhaft, daß die Funktion die Ausbildung des Organes und seinen Bau direkt beeinflußt." So einfach und unzweifelhaft liegt die Sache doch nicht; es handelt sich um eine sehr schwierige Frage. Indem ich die Besprechung des Lamarckismus auf das Schlußkapitel ver-

Digitized by Google

schiebe, bespreche ich hier nur das Verhältnis von Form und Funktion; man vergleiche dazu die kritischen Bemerkungen von Driesch (1901, S. 194) über den gleichen Begriff in der Anatomie. Unter der Funktion eines Organes versteht man die Veränderungen, welche es seinem Bau nach und in notwendigem Zusammenhange mit der Außenwelt bewirkt und welche man nach ihrer Bedeutung für das Leben der Pflanze beurteilt. So spricht man von der Funktion der Assimilation, der Transspiration bei einem Blatte. Solche Ausdrücke sind für viele Fälle sehr brauchbar, sogar unentbehrlich; der Begriff Funktion ist hier wesentlich teleologisch. Nun wird in den Auseinandersetzungen Wettsteins u. a. der Funktion auf einmal eine kausale Bedeutung beigelegt und wenn man fragt, mit welchem Recht, so fehlt es bisher durchaus an der nötigen Begründung und vor allem der Klarheit.

In allen jenen Umgestaltungen von Organen, die man bereits kennt und für die weitere Beispiele geliefert werden, spielt die Funktion keine entscheidende Rolle; sie ist sicher nur eine Folge der Formänderung. Denn alle solche Umgestaltungen entscheiden sich in dem embryonalen Gewebe des Vegetationspunktes oder der jungen Anlage, wo von einer bestimmten Funktion keine Rede ist.

Nun könnte für die völlige Entfaltung der sich umgestaltenden Blattanlage ein formbestimmender Einfluß der an ihr eintretenden Funktion angenommen werden. Das wäre vielleicht möglich, aber ist nicht bewiesen und für gewisse Fälle nicht zutreffend. Auf die schließliche Form der Blätter üben Licht und Transpiration einen wesentlichen Einfluß aus; beide leiten auch die Funktionen des Blattes ein. Jedoch kann der Zusammenhang ganz indirekt sein. Denn aus den Versuchen von Sachs (1887, S. 539), (Jost 1895, S. 452) geht deutlich hervor, dass ein Blatt seine normale Grösse und Gestalt im Dunkeln bei mittlerer Feuchtigkeit erreichen kann, sobald es genügend ernährt wird.

Man könnte nun vielleicht sagen, die Funktionen der älteren Organe sind verändert und wirken indirekt auf die Form der neu entstehenden ein. Damit ist aber der Begriff

Digitized by Google

wesentlich verändert, denn es soll gerade die Funktionssteigerung oder Verminderung auf die Form des Organs direkt einwirken. Mir erscheint es richtiger, zu sagen: jede Formbildung ist das notwendige Resultat des Zusammenwirkens der Fähigkeiten der spezifischen Struktur mit den inneren Bedingungen, die selbst wieder von äußeren abhängen. Von diesen Faktoren hängt daher jede Formbildung und Formveränderung ab. Innerhalb der durch die Struktur gesteckten Grenzen wechselt die Form mit den Bedingungen. Jedes bestimmt geformte Organ kann auf Grund innerer oder äußerer Einflüsse selbst Wirkungen ausüben, die wir als seine Funktion betrachten, jede wesentliche Formveränderung muß auch eine Funktionsänderung nach sich ziehen. Man kann auch von funktionslosen Organen reden, aber in verschiedenem Sinne. Die Funktion eines Organs hört auf, sobald die dafür nötigen Bedingungen fehlen, oder die Wirkungen eines solchen Organs erscheinen uns so unbedeutend und gleichgültig für das Leben des Individuums, das wir ganz davon absehen. Das letztere geschieht meist, wenn man von rudimentären Organen redet. Jedenfalls erscheint mir die funktionelle Anpassung auf dem Gebiete der Morphologie wegen ihres halb kausalen, halb teleologischen Charakters und der damit verbundenen Unklarheit nicht geeignet, noch dunklere Probleme wie das der Artbildung aufzuhellen.

Unter den Veränderungen, welche Metamorphosen hervorrufen, unterscheidet Goebel (1898, S. 177) solche, welche durch Aenderungen der Korrelationen und solche, welche durch die direkte Wirkung der äußeren Faktoren entstehen. Unter Korrelationen versteht er die Wechselbeziehungen der Teile eines ganzen Organismus, soweit sich solche experimentell feststellen lassen. Dabei unterscheidet Goebel quantitative und qualitative Korrelationen; die ersteren werden auch mit dem alten Ausdruck „Kompensation des Wachstums" bezeichnet. Ich folge Pfeffer (1901, S. 198), wenn ich für meine Zwecke diese Unterscheidung nicht berücksichtige. Gerade bei den sogen. Wachstumskompensationen handelt es sich doch wahrscheinlich um Ernährungskorrelationen, bei denen

Digitized by Google

die Quantität und Qualität der Stoffe in verschiedenem Grade massgebend sein können. Wenn durch das Abschneiden einer Stengelspitze seitliche Knospen zum Austreiben gelangen oder wenn nach Entfernung aller übrigen Knospen die bleibende ein kräftigeres Wachstum zeigt, so hängt das mit der Tatsache zusammen, daß die Nahrungsmenge in einem Individuum zu gegebener Zeit stets begrenzt ist. Aus diesem Grunde müssen alle Organe in einer gewissen Nahrungskonkurrenz stehen. Die Regulation der Ernährung, die durch Wegnahme einzelner Teile herbeigeführt wird, ist daher für alle Metamorphosen von großer Bedeutung. Als Goebel (1880, S. 803) im Frühjahr Zweige von Prunus padus entgipfelte und zum Teil entblätterte, wuchsen die für das nächste Jahr bestimmten Knospen aus; statt der sonst sich ausbildenden Knospenschuppen entstanden Laubblätter, oder im Falle die ersteren bereits deutlicher angelegt waren, Mittelbildungen beider Blattformen. Durch Entfernung aller Laubblätter gelang es ferner Goebel (1887), die besonders geformten, Sporen bildenden Sporophylle des Farns Struthiopteris zu Laubblättern zu machen. Die eigentlichen inneren Veränderungen, die solche Metamorphosen herbeiführen, kennen wir noch nicht, wir wissen nur, daß die Leitung der Nahrungsstoffe dabei einen wesentlichen Einfluß haben kann.

In die gleiche Kategorie von Erscheinungen gehört die seit Knight bekannte Tatsache, daß durch Abschneiden der Laubtriebe die unterirdischen Ausläufer der Kartoffel zu oberirdischen Laubtrieben werden; auf entsprechende Vorgänge hat Stahl (1884, S. 392) bei anderen, Ausläufer bildenden Pflanzen hingewiesen (vergl. auch Pfeffer 1901, S. 193).

Diesen Metamorphosen durch korrelative Einflüsse stellt Goebel jene gegenüber, die durch die Einwirkung äußerer Faktoren hervorgerufen werden. Hierher gehört die Umwandlung von Rhizomen in Laubtriebe durch den Einfluß der Schwerkraft bei Cordyline (Sachs 1880, S. 86), die Bildung von Rundblättern an den schmalblättrigen, oberen Teilen des Stengels von Campanula rotundifolia infolge Schwächung der Lichtintensität (Goebel 1895), die Bildung von beblät-

Digitized by Google

blätterten Zweigen aus Dornenanlagen bei Ulex durch Feuchtigkeit (Lothelier 1893, vergl. dazu Goebel, 1898 S. 227). Für die vorliegende Aufgabe will ich an der Scheidung von Korrelationen und äußeren Einflüssen nicht festhalten, weil ich auf die Bedingungen im einzelnen nicht eingehen will, und weil tatsächlich bei jeder Metamorphose beides zusammenwirkt. Der Eingriff durch Abschneiden, Abtrennung von Teilen, so unentbehrlich er vielfach für den praktischen Versuch ist, bleibt doch nur ein Hülfsmittel, das durch andere Methoden ersetzt werden kann. Man sollte immer versuchen, ohne dieses Mittel auszukommen, um den Einwurf zu beseitigen, daß die Wegnahme irgend eines Teiles, abgesehen von den dadurch hervorgerufenen physiologischen Veränderungen, noch irgend welche geheimnisvolle Reaktionen des Ganzen veranlaßt.

Wie teils korrelative Eingriffe, teils äußere Einflüsse zu dem gleichen Resultat führen, lehren die Untersuchungen über das Verhältnis der Knollen- und der Laubtriebe bildenden Sprosse der Kartoffel. Knight (1806, Selekt., S. 133) gelang es zuerst durch Unterdrückung der Knollenbildung am basalen Teile des Stengels die Achselknospen der Laubtriebe zu Luftknollen umzugestalten. Der basale Teil des Stengels wurde dabei ohne bedeckende Erde freigelegt, und die an ihm entstehenden Ausläufer wurden entfernt. Vöchting (1887) bestätigte die Richtigkeit der Versuche Knights; er trennte den basalen Teil, nachdem er sich bewurzelt hatte von der Mutterknolle und setzte ihn dem Lichte aus, dessen hemmende Wirkung auf die Knollenbildung von Vöchting erkannt wurde. Infolge der Entfernung der am basalen Teil entstehenden Ausläufer erhielt Vöchting Luftknollen und zum Teil sehr eigentümliche Mittelbildungen von Knollen und Laubtrieben. Im Dunkeln gelang es bei gewissen Sorten, die Entstehung von Knollen an der Spitze der vergeilten Triebe ohne direkte Eingriffe zu beobachten (Vöchting, l. c. S. 45). Noch deutlicher zeigt sich die Entbehrlichkeit von Verletzungen irgend welcher Art bei der Metamorphose der beiden Sproßformen nach den neuesten Versuchen Vöchtings (1902). Die mit

Digitized by Google

Vortrieben versehenen Knollen der Rasse Marjolin bilden bei einer höheren Temperatur (25—27° C.) ausschliesslich Laubsprosse, bei einer niederen (6—7°) ausschliesslich Knollen. Hier ist der Versuch in eine Form gebracht, wie bei meinen Experimenten über das Auftreten verschiedener Fortpflanzungsweisen bei Algen und Pilzen. Ein gut ernährtes Mycelium, ebenso die Kartoffelknolle, enthalten alle nötigen Nährstoffe; was sich aus beiden entwickelt, gemäß den vorauszusetzenden spezifischen Fähigkeiten, hängt ganz von der Einwirkung bestimmter Bedingungen ab. In seiner ersten Arbeit über die Kartoffel legte Vöchting den inneren Korrelationen die wesentliche Entscheidung bei, wo die Knollen entstehen, obgleich aus seinen und Knights Versuchen hervorging, daß sie überall an dem Stengel entstehen können. Nun werden stets die verschiedenen Teile des Stengels, ebenso diese und die Wurzeln korrelativ aufeinander wirken; aber diese Beziehungen lassen sich mit Hülfe der Außenbedingungen beherrschen und wie die Keimungsversuche beweisen, sogar in hohem Grade verändern.

Von sehr großer Bedeutung für alle Metamorphosen ist das Entwickelungsstadium der Organe, wie bereits Sachs (1893, § 4) klar hervorgehoben hat. Im allgemeinen läßt sich jede Organanlage, je jünger sie ist, um so leichter und um so vollständiger umgestalten. Man kann von einer Anlage eines Organs sprechen, wenn es sich an einem bestimmten Ort bereits in Form eines noch undifferenzierten, aus lauter teilungsfähigen, embryonalen Zellen bestehenden Gebildes vorfindet. Seiner Struktur nach kann es, da in jeder solchen Zelle schließlich die Möglichkeit für die Entwickelung der ganzen Pflanze vorhanden ist, sehr verschiedene Entwickelungen erfahren. Aber durch die Art der Entstehung an einem bestimmten Ort eines bestimmten Organs, wie des Stengels, steht die Struktur der Anlage bereits unter solchen Bedingungen, die nur gewisse Potenzen zur Entwickelung bringen können. Die Anlagen sind, wie Driesch (1901, S. 158) sich ausdrückt, zwei oder mehrdeutig determiniert, aber nur deshalb, weil eben die dafür notwendigen Bedingungen sich leicht verwirklichen (s. S. 10).

Digitized by Google

Wenn ein Vegetationspunkt einer Kartoffelknolle hauptsächlich nach zwei Richtungen sich entwickeln kann, entweder als Laubsproß oder als knollenbildender Ausläufer, so können die verschiedenen inneren Bedingungen für beide sich ziemlich das Gleichgewicht halten; eine relativ geringe Veränderung dieser Bedingungen mit Hilfe der äußeren kann die Entscheidung für die Richtung liefern. In solchen Fällen ist es wohl erlaubt, von undifferenzierten oder indifferenten Anlagen (Vöchting 1884, II, S. 36; vergl. auch Pfeffer 1901, S. 170) zu sprechen, wenn ich es mit Goebel (1898, S. 4) auch für besser halte, den Ausdruck zu vermeiden, weil eine solche Anlage stets infolge ihres Entstehungsortes nach einer oder mehreren, aber nicht sofort nach allen möglichen Richtungen entfaltungsfähig ist. Für den eigentlichen Versuch kommt es nicht darauf an, ob die Anlage bereits Anfänge einer bestimmten Differenzierung darbietet; denn immer wird noch eine Umdifferenzierung möglich sein. Je mehr die Anlage einer Blatt- oder Sproßform entwickelt, je einseitiger ihre Determination geworden ist, um so schwieriger wird die Metamorphose in eine andere Form. Aber auch dann wird sie im allgemeinen durchführbar sein, solange das Organ noch wachstums- und teilungsfähige Zellen besitzt, solange z. B. an einem Sproß ein Vegetationspunkt tätig ist. Bei den früh ausgewachsenen Blättern hört diese Möglichkeit auf, wenn es nicht gelingen sollte, in ihren Zellen die Wachstumsfähigkeit wieder zu erwecken. Bei den relativ spät zur Umwandlung gelangenden Organen beobachtet man Bildungen, die die Charaktere beider Organe tragen. Solche Mittelformen sind von Goebel bei der Metamorphose von Knospenschuppen in Laubblätter, von Vöchting bei denjenigen von Laubtrieben in Knollen beobachtet worden.

Während bei den Versuchen von Goebel und Vöchting eine Umwandlung verschiedener Blatt- oder vegetativer Sproßformen erreicht wurde, habe ich seit längerer Zeit versucht, die Inflorescenzen in vegetative Sproßformen umzugestalten, — angeregt durch meine Beobachtungen über analoge Vorgänge bei Thallophyten. Nach den vorhergehenden Darlegungen kann man dabei zwei verschiedene Wege einschlagen. Man

Digitized by Google

kann von ganz jungen, undifferenzierten Anlagen ausgehen und zeigen, daß sie unter den einen Bedingungen zu Inflorescenzen, unter anderen zu Laubtrieben werden. Oder man kann bereits deutlich differenzierte Inflorescenzen in solche Laubtriebe umzugestalten suchen.

Inbezug auf den ersten Weg will ich hier nur einige Tatsachen erwähnen, die seine Brauchbarkeit beweisen, ohne mich aber spezieller in die Sache einzulassen, weil meine Versuche über die Bedingungen noch nicht genügend vorgeschritten sind. Schon meine früher erwähnten Versuche mit Glechoma gehören hierher (s. S. 35). Denn die überwinternden Knospen an den Enden oder an den Knoten der Ausläufer werden im Frühjahr unter den Bedingungen im Freien zu blühenden Trieben. Diese Knospen werden aber, wenn sie im Herbst feucht und warm kultiviert werden, zu Ausläufern. In einer früheren Arbeit (1900, S. 207) erwähnte ich einige Versuche mit der einjährigen Möhringia trinervia. Nach einer Zeit des Wachstums gehen sämtliche Vegetationspunkte des Stengels in der Bildung von Blüten auf. Macht man von jüngeren Pflanzen Stecklinge, kultiviert sie unter sehr günstigen Wachstumsbedingungen, wiederholt nach einiger Zeit die Stecklingskultur, so wachsen die Vegetationspunkte ruhig weiter, ohne zur Blüte zu kommen. Bei anderen Pflanzen kann man zu dem gleichen Resultat auf anderem Wege gelangen. An kräftig gewachsenen Trieben von Myosotis palustris bildet der Vegetationspunkt an den Enden eine Inflorescenz. Wenn aber solche Pflanzen in einem abgeschlossenen, feuchten Raume kultiviert werden, so kommt der Vegetationspunkt nicht zum Blühen; er wächst vegetativ weiter.

Für die Kenntnis der Metamorphosen schien es mir besonders wichtig, deutlich angelegte Inflorescenzen in vegetative Triebe umzuwandeln. Die Mehrzahl meiner Versuche in früheren Jahren fiel negativ aus; erst allmählich lernte ich die Pflanzen kennen, bei denen mit den mir zugänglichen Methoden die Versuche zu einem positiven Resultat führten. Die Inflorescenzen sind Sprosse, die meist mit kleinen Blättern, den Hochblättern, besetzt sind, in deren Achseln die Blüten als kleine Seitensprosse erzeugt werden. Auf die außerordentliche

Digitized by Google

Mannigfaltigkeit solcher Inflorescenzen bei den verschiedenen Pflanzen brauche ich nicht einzugehen; jedes Lehrbuch der Botanik gibt einen Überblick. Wie bei allen solchen Organen, beobachtet man bei vergleichenden Studien alle möglichen Uebergänge von Laubtrieben an denen direkt die Blüten sitzen, bis zu hochdifferenzierten Inflorescenzen, die Organe sui generis vorstellen. Gerade von solchen will ich zunächst ausgehen; ich nehme als Beispiel die Inflorescenzen von Veronica chamaedrys.

Die traubenförmigen Blütenstände entstehen im April, Mai in den Achseln der obersten Laubblätter aufrechter Triebe (Fig. 10). Sie sind von Anbeginn eigenartig geformte Organe, die in allen wesentlichen morphologischen Charak-

Fig. 10. Veronica chamaedrys. $^5/_6$ nat. Gr. Normaler Trieb mit zwei blühenden Inflorescenzen.

Digitized by Google

teren von den vegetativen Sprossen unterschieden sind. Die Unterschiede zeigen sich:

1. In dem Wachstum.

Die Stengel haben ein unbegrenztes Wachstum, die Inflorescenzen ein begrenztes. Der Zeitpunkt an welchem die Blütenbildung an der Spitze der Inflorescenz aufhört, hängt von der Ernährung, den Bedingungen des Standortes u. s. w. ab. Danach richtet sich die tatsächliche Länge der Inflorescenzen. Aus den Zählungen und Messungen von 383 Inflorescenzen an 228 Pflanzen ergab sich als mittlere Länge der Inflorescenz 10,7 cm, die mittlere Blütenzahl an einer Inflorescenz 8,8. Die größte Länge betrug 25,5 cm, die maximale Zahl der Blüten 26.

2. In der Verzweigung.

Die Laubtriebe bilden in den Achseln aller Laubblätter Seitenknospen, wenn diese auch häufig nicht zur Ausbildung gelangen. Solche Knospen können ebenso in den Achseln jener Blätter entstehen, die bereits je eine Inflorescenz tragen. Diese entwickelt in den Achseln ihrer Hochblätter stets nur eine Blüte. Auch nach ihrer frühzeitigen Entfernung entsteht keine neue Knospe.

3. In der Größe und Gestalt der Blätter.

Die Laubblätter sind kurz gestielt und besitzen eine länglich-eiförmige Spreite, die an der Basis etwas herzförmig ist und sich nach dem Ende allmählich zuspitzt. Ihr Rand ist eingeschnitten gekerbt, die Oberfläche schwach runzelig. Die Hochblätter sind stets sitzend, lanzettlich bis fast lineal, mit ungeteiltem Rande und glatter Oberfläche versehen. Sehr auffallend ist der Größenunterschied der beiden Blattformen. Nach einer Messung von 100 Laubblättern in der Blütenregion der Stengel betrug die mittlere Länge 3,14 cm, die Breite 2,34; bei den Hochblättern war die Lg. 0,55 cm, die Br. 0,17.

4. In der Blattstellung.

Die Laubblätter stehen regelmäßig in zweiblättrigen, alternierenden Quirlen; die Hochblätter kommen niemals in Quirlen vor, sondern stehen in zerstreuter Stellung und zwar annähernd in $^2/_5$.

5. In der Behaarung.

Die Laubtriebe sind in sehr charakteristischer Weise 2 reihig behaart. Die Haarreihen wechseln um 90° in den

Digitized by Google

aufeinanderfolgenden Internodien. Die Inflorescenzen sind stets allseitig und gleichmäßig behaart. Die Haare an den Stengeln sind mehrzellig und spitz, diejenigen an den Inflorescenzen tragen meistenteils ein kugeliges, Sekret ausscheidendes Köpfchen.

Fig. 11. Veronica chamaedrys. $^{6}/_{7}$ nat. Gr.
Pflanze im Topf, seit 22. März 1902 im Kalthaus kultiviert, hell. Die beiden Inflorescenzen des Triebes gleich hinter den offenen Blüten Laubblätter bildend; gez. 5. Juni 1902.

Die in so vielen Beziehungen von Laubtrieben abweichenden Inflorescenzen lassen sich nun doch wieder in jene

Digitized by Google

umwandeln. Die ersten erfolgreichen Versuche machte ich im Frühjahr 1900; in den folgenden Jahren wiederholte ich sie mit viel größerem Erfolg. Die beste Methode besteht darin, Laubtriebe mit jungen Inflorescenzen als Stecklinge feuchtwarm bei mäßigem Licht zu kultivieren und dabei den Vegetationspunkt des Laubtriebes sowie die neu auswachsenden Seitentriebe zu entfernen. Dann beginnt nach einigen Wochen langsam die Metamorphose der Inflorescenz. Statt der Erde kann man die Stecklinge in einer verdünnten Nährlösung (0,2 % Knop) ziehen. Bereits blühende Inflorescenzen, die ich in meinen Kulturen im Herbst erhielt, ließen sich in 14 Tagen zur Umbildung bringen.

In den beiden ersten Jahren glaubte ich der Feuchtigkeit eine spezifische Rolle bei der Metamorphose zuschreiben zu müssen. Aber feuchte Luft ist ebensowenig wie die Stecklingskultur unter allen Umständen notwendig. Die in Töpfen wachsenden Pflanzen ließen sich in einer relativ trockenen Luft (um 50% schwankender Feuchtigkeitsgehalt) an einem Fenster zur Metamorphose veranlassen, das ein für die normale Blütenbildung nicht völlig ausreichendes Licht gewährte. Eine Bedingung war auch hier die Entfernung der wachsenden Vegetationspunkte an den Laubtrieben. Aber selbst diese Operation ist nicht unter allen Verhältnissen nötig. Denn als ich Töpfe mit Veronica Anfang März in einem mäßig warmen Gewächshaus langsam antrieb, entwickelten sich die anfangs reichlich blühenden Inflorescenzen zu Laubtrieben (Fig. 11). Also führen verschiedene Kombinationen äußerer Bedingungen zu der Metamorphose, wenn auch eine gewisse Schwächung der Lichtintensität überall mitwirken muß.

Man könnte nun einwerfen, daß die untersuchte Pflanze bereits irgend eine Tendenz zur Metamorphose gehabt hätte. Die Pflanzen wachsen als Unkraut auf den Wiesen des botanischen Gartens, viele hundert Exemplare sind durch meine Hände gegangen ohne eine Spur der Metamorphose zu zeigen.

Die Veronica chamaedrys gehört zu den verbreitetsten, gemeinsten Pflanzen Mitteleuropas. Soweit ich die Litteratur verfolgen konnte, ist überhaupt niemals eine solche Metamor-

Digitized by Google

phose beobachtet worden. Sie kann natürlich vorkommen, aber es scheinen doch die dafür nötigen Bedingungen äußerst selten zusammenzutreffen. Die Annahme einer besonderen Rasse ist demnach unberechtigt.

Die Metamorphose kann sich bei ganz jungen Inflorescenzen sehr rasch vollziehen. In der Regel aber kann man einen ganz allmählichen Uebergang zum Laubtrieb beobachten (Fig. 12). Das erste Zeichen macht sich an den Hochblättern bemerkbar. Sie werden in manchen Fällen zuerst so klein, daß sie nur noch als Knötchen erscheinen und können noch offene Blüten tragen, bevor sie laubblattartig werden (s. Fig. 13). In anderen Fällen findet eine langsame Vergrößerung der Hochblätter statt; allmählich nehmen sie die Form der Laubblätter an. Während diese Metamorphose bereits eingetreten ist, bleibt die Stellung noch zerstreut; oft kommt es ganz langsam zu der dekussierten Stellung, und erst dann nimmt auch die Behaarung den Charakter des Laubtriebes an. In den Achseln der schon veränderten Hochblätter können noch Blüten zur Entfaltung kommen; nur zeigen diese öfters eine anormale Aus-

Fig. 12. Veronica chaemaedrys. 6/7 nat. Gr. Eine Inflorescenz als Steckling kultiviert, hell und feucht, allmählich in einen vegetativen Zweig übergehend. Die Hochblätter nehmen an Grösse zu; in ihren Achseln entstehen Zweige; der erste mit 3 quirlartig sitzenden Hochblättern, in deren Achseln noch je ein Blütenknöspchen. der oberste Zweig anfangs mit 3 Blättchen, dann später 2. Kultur v. 23. April 1901; gez. 6. VI. 1901.

Digitized by Google

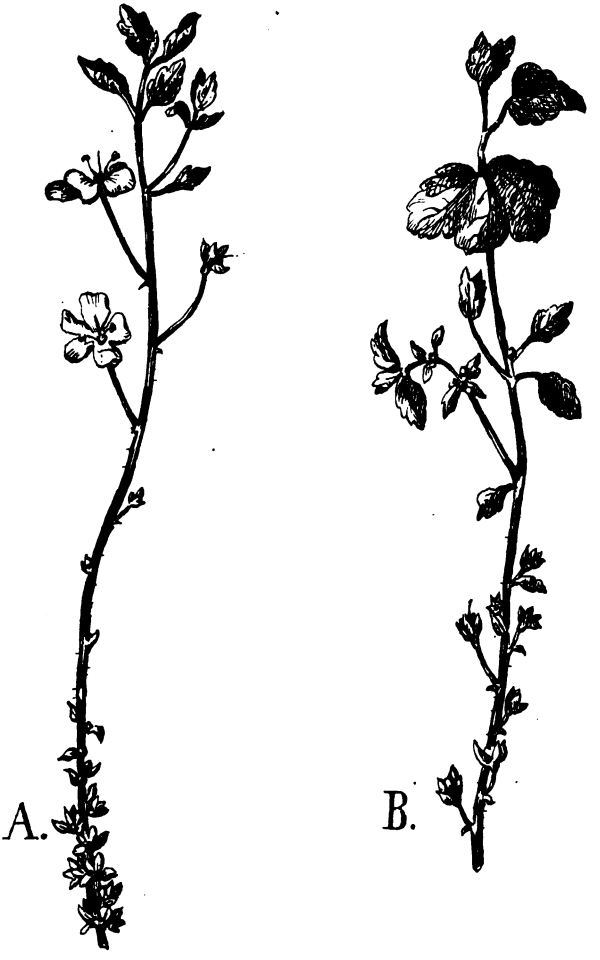


Fig. 13. Veronica chamaedrys $^{6}/_{7}$ nat. Gr.
Zwei metamorphosierte Inflorescenzen, als Stecklinge in Erde feucht im Gewächshaus seit 27. April 1902 kultiviert. A. Die Hochblätter sind stark reduziert, die letzten offenen Blüten nur noch an kleinen Knötchen sitzend; die beiden Blüten hatten 5 Kelchzipfel und 5 Blumenzipfel. B. Inflorescenz mit einem Seitenzweig, anfänglich mit 3 blättrigem Quirl (umgewandelter Kelch?) nebst Blütenknöspchen, oben vegetativ werdend. An der Inflorescenz auffallend geformte, wie aus 2 Blättern zusammengesetzte Blätter. Am 16. Juni 1902 gez.

bildung durch Verringerung oder Vermehrung der Korallenzipfel, z. B. Fig. 13 A. Oder es entstehen in den Achseln Seitenzweige, die dann eigenartige Mittelformen von Inflorescenzen und Laubtrieben darstellen (Fig. 12). In den Achseln der höher stehenden Blattorgane treten normale Zweige auf. Die metamorphosierten Stengel wurden in kräftiger Erde unter Glas, in Mistbeeten weiter kultiviert; sie wuchsen zu gesunden großen Pflanzen heran, die im gleichen Herbst zur normalen Blüte kamen.

Digitized by Google

Der allmähliche Uebergang von einer deutlich differenzierten Inflorescenz in einen so ganz anders gearteten Laubtrieb gewährt ein besonderes Interesse. Denn das, was in einem Laubtrieb als Einheit erscheint, bei der jedes Merkmal in notwendiger Beziehung zu dem andern steht, löst sich bei der Metamorphose in räumlich und zeitlich getrennte Vorgänge auf. Man kann also auf diesem Wege die anscheinende Einheit tatsächlich zerlegen, und es ergeben sich besonders von meiner theoretischen Auffassung aus eine Reihe neuer Fragestellungen. Denn Ueberlegung und Beobachtung führen zu dem Schluß, daß für jedes Merkmal, wie Blattform,

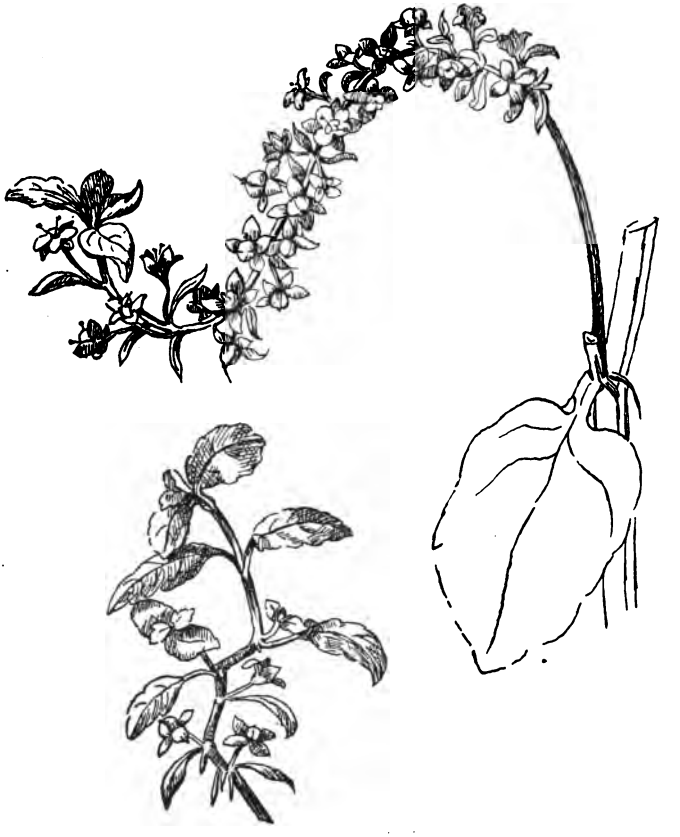


Fig. 14. Veronica beccabunga. $^{7}/_{8}$ nat. Gr.
Eine metamorphosierte Inflorescenz im Oktober 1902 in feuchter Luft nach Entfernung des Stengels-Vegetationspunktes. Die kleinere Figur stellt die Spitze der gleichen Inflorescenz 10 Tage später vor. Die Krümmungen rühren von dem Bestreben der etwas hängenden Spitze her, sich geotropisch aufwärts zu krümmen.

Digitized by Google

Blattstellung, Zweigbildung, Behaarung, besondere innere Bedingungen maßgebend sind. Es wird darauf ankommen, sie durch Kombinationen äußerer Einflüsse zu regulieren, zu verändern; man wird versuchen, die Reihenfolge der bei der Metamorphose auftretenden Formbildungen umzukehren und die einzelnen Stufen, wie z. B. die zerstreute Blattstellung, länger dauernd zu machen.

Die Beobachtungen an Veronica chamaedrys ermutigten zu Versuchen mit anderen Pflanzen, von denen einige die Metamorphose zeigten, während sie bei vielen anderen bisher

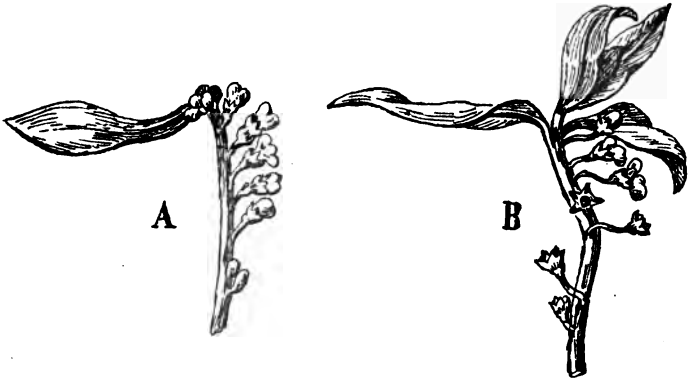


Fig. 15. Myosotis palustris.
Zwei metamorphosierte Inflorescenzen aus Stecklingen, feucht, mäßig hell kultiviert. A Erstes Stadium am 20. Mai 1900, ein Blättchen an der Spitze der eingerollten Inflorescenz. B Ein späteres Stadium am 29. Mai 1900; deutlicher vegetativer Trieb; letzte Blüten mit verlängertem Stiel, nicht befruchtet.

nicht zu erhalten war. Solche negativen Resultate zeigen nur, daß man die Lebensbedingungen der betreffenden Species nicht in genügendem Maße beherrscht. Denn schließlich muß nach meiner Ueberzeugung der Versuch bei jeder gelingen, da es sich um eine ganz allgemeine Eigenschaft der Pflanzennatur handelt, aus wachstumsfähigen, gleichartigen Zellen je nach den Bedingungen Verschiedenartiges zu entwickeln. Sehr leicht und sicher gelang der Versuch mit Veronica beccabunga (Figur 14), schwieriger bei V. anagallis, teucrium, gar nicht trotz mehrjähriger Versuche bei V. longifolia. Von andern Pflanzen, deren hochdifferenzierte Inflorescenzen durch den Ver-

Digitized by Google

such metamorphosiert wurden, will ich hier nur erwähnen Boehmeria biloba, Sempervivum Funkii, Myosotis palustris, Mimulus luteus.

Von diesen Pflanzen will ich das Vergißmeinnicht, Myosotis palustris, noch besonders erwähnen, weil die Schwierigkeiten, mit denen man manchmal bei solchen Versuchen zu kämpfen hat, sehr hervortreten. Die Metamorphose der hoch differenzierten Inflorescenz ist nur in einem Versuche gelungen. Ich benutzte für die Versuche einen Pflanzenstock, den ich seit drei Jahren unter Beobachtung halte und der stets die normalen Inflorescenzen getragen hat. Meines Wissens ist überhaupt nie bisher eine solche Metamorphose am Vergißmeinnicht beobachtet worden. Im Februar 1900 trieb ich einige blühreife Pflanzen durch höhere Temperatur an und schnitt dann einige wenige junge Inflorescenzen mit einem kurzen, entblätterten Stengelstück ab. Sie wurden in Erde unter einer Glocke bei mäßigem Licht seit 22. April kultiviert. Am 12. Mai bemerkte ich an der Spitze je einer Inflorescenz jedes Stecklings, nachdem einige Blüten gebildet worden waren, ein zartes Blättchen; die Figur 15 A zeigt eine Inflorescenz am 20. Mai, B eine andere am 29. Mai. Ich unternahm sofort neue Versuche, setzte sie in den nächsten Jahren fort, aber sie gelangen mir nicht, weil die Inflorescenzen zu früh abstarben.

Es fehlt noch die richtige Methode, die Metamorphose regelmäßig, wie z. B. bei Veronica chamaedrys, zu erhalten. Der Versuch beweist aber, daß die Möglichkeit vorliegt, auch bei Myosotis zum Ziele zu gelangen. Die Inflorescenzen dieser Pflanze sind eigenartig ausgebildete, völlig blattlose Organe. Nach Goebel (1880, S. 409) ist die Inflorescenz ein dorsizentrales Monopodium mit fortdauernd tätigem Vegetationspunkt; die Blüten werden auf dem Rücken des Sprosses angelegt. Die ältere Anschauung, daß die Inflorescenz ein Sympodium in Form eines Wickels vorstellt, wird in neuerer Zeit durch Schumann (1889) wieder verteidigt. Nach diesem Forscher teilt sich der Vegetationspunkt der Boragineen-Inflorescenz dichotomisch in eine Blütenanlage und einen neuen Vegetationspunkt. Die Tatsache der Metamorphose kann eine Entscheidung

Digitized by Google

in dieser Streitfrage nicht liefern, um so weniger, da eine nähere Untersuchung bisher nicht möglich war. Die in einen Blatttrieb ausgehende Inflorescenz bei Myosotis machte äußerlich ganz den Eindruck eines Monopodiums. Bei der Annahme eines Sympodiums wäre die Metamorphose eine viel tiefer gehende, da jeder Vegetationspunkt eines solchen ein ganz eng begrenztes Wachstum hat.

Viel leichter als die eigentliche Metamorphose läßt sich bei den Inflorescenzen die Bildung vegetativer Seitentriebe erreichen. Sie entstehen nicht durch Umbildung etwa von Blütenknospen, sondern sie entstehen selbständig in den Achseln der Hochblätter. Eine solche Bildung von seitlichen Laubtrieben hat Vöchting (1893, S. 45) bei den Inflorescenzen von Mimulus Tillingii, als die Pflanze schwachem Licht ausgesetzt war,

Fig. 16. Veronica anagallis. $^1/_8$ nat. Gr.
Das obere Ende einer für sich kultivierten, bewurzelten Inflorescenz in sehr feuchter Luft; aus den Achseln der Hochblätter vegetative Seitensprosse.

beobachtet. Der gleiche Vorgang tritt regelmäßig bei Mimulus luteus ein in einem für die Blütenentfaltung ungenügenden Licht, ebenso bei Antirrhinum majus, wenn die blühende Pflanze im Winter in einem warmen, feuchten Gewächshaus kultiviert wird. Zu allen Zeiten kann man lebhafteste Sproßbildung bei den Inflorescenzen von Veronica anagallis (Fig. 16) hervorrufen; als letztes Beispiel erwähne ich Cochlearia officinalis, bei der schon Uebergänge zu einer vollständigen Metamorphose eintreten können. Bei Cochlearia erhebt sich aus der grundständigen Blattrosette ein verzweigter Blütenstand, der an seinem unteren Teile wie an den Ver-

Digitized by Google

zweigungsstellen mit kleinen, stengelumfassenden Blättchen besetzt ist, während die eigentlichen, Blüten tragenden, oberen Zweige völlig blattlos sind. Abgeschnittene Stücke solcher Inflorescenzen können sich an der Basis bewurzeln und aus den Achseln der kleinen Blätter neue Blattknospen treiben. Aber es gelang mir auch ohne irgend eine Verletzung, die Produktion von Blättern und Blattknospen an den normal nur Blüten bildenden Teilen zu beobachten. Keimlinge vom Herbst 1901 wurden im Winter warm und feucht gehalten, dann im Frühjahr in große Töpfe verpflanzt und draußen möglichst hell kultiviert. Die Pflanzen begannen im August zu blühen, während normal Cochlearia nur im Frühjahr zur Blüte kommt. Im Herbst trat an der Mehrzahl der Inflorescenzen lebhafte Knospenbildung ein, nicht bloß an den basalen, sondern auch an den die Blüten tragenden Teilen. Es traten Zweige hervor, die mit kleinen Blättchen besetzt waren, über-

Fig. 17. Cochlearia officinalis. $^7/_8$ nat. Gr. Inflorescenz aus Sämling (Herbst 1901, Winter warm, seit Frühjahr hell, relativ trocken) mit zahlreichen Blattrosetten an den oberen Zweigen; ein Zweig an der Spitze ganz beblättert, oben eine Rosette tragend. Am 14. Okt. 1902 gez.

Digitized by Google

Fig. 18. Lysimachia ciliata. $^{5}/_{6}$ nat. Gr.

Inflorescenz anfangs blühend als Steckling in feuchter Erde, hell kultiviert seit 29. Mai 1901; am oberen Ende in einen Laubtrieb übergehend, mit nur dreiblättrigen Quirlen. Aus den untersten Blattachseln Seitenzweige zum Teil weggeschnitten. Am 3. August 1901 gez.

Digitized by Google

haupt keine Blüten mehr bildeten und an ihren Enden eine Rosette trugen (Fig. 17).

In einem gewissen Gegensatz zu den hoch differenzierten Inflorescenzen stehen solche, die auf dem Wege eines allmählichen Ueberganges aus dem vegetativen Laubtrieb entstanden sind. Bei vielen Stauden erhebt sich im Frühjahr ein Laubtrieb, der anfangs große Laubblätter bildet, allmählich kleiner bleibende, die Blüten tragen, und schließlich in einen ähren- oder traubenförmigen Blütenstand übergeht. Bekannte Beispiele dieser Art sind Lythrum salicaria, Epilobium hirsutum Oenothera biennis etc. Die Umwandlung einer solchen Inflorescenz in einen vegetativen Trieb zeigt sich in der Verkümmerung, zuletzt in völligem Ausbleiben der Blüten, Vergrößerung der kleinen Hochblätter zu Laubblättern, in dem Auftreten vegetativer Seitenzweige. Wenn man solche Inflorescenzen als Stecklinge warm, feucht und bei mäßigem Licht kultiviert, kann man die Umwandlung herbeiführen, wie ich es für Lythrum, Epilobium u. a. in den letzten Jahren ausgeführt habe. Das gleiche Resultat kann man auch bei ganzen unverletzten Pflanzen in schwachem Licht und feuchter Luft erhalten. Ein besonders deutliches Beispiel für diese Umwandlung gewährt Lysimachia ciliata, weil an ihrer blühenden Spitze die Hochblätter sehr klein im Verhältnis zu den Laubblättern sind. Regelmäßig läßt sich eine solche Inflorescenz als Steckling kultivieren und zu der Entwickelung eines Laubtriebes veranlassen (Fig. 18). Mit dieser Metamorphose ist meist eine Veränderung der Blattstellung verbunden. Bei dem gezeichneten Exemplar bestanden die Blüten tragenden Blattquirle aus 5 Gliedern. Mit Eintritt der Metamorphose wurden die Blattquirle nur 3 blättrig. Bei anderen Exemplaren entstanden sogar nur 2 blättrige Quirle.

Eine Anzahl solcher Pflanzen mit wenig differenzierten Inflorescenzen bietet für die Lehre von der Metamorphose noch nach einer anderen Richtung Interesse. Epilobium hirsutum, Lysimachia ciliata bilden besondere Ueberwinterungsorgane; die erstere Pflanze erzeugt bereits im Sommer unterirdische, kriechende, weiße mit schuppigen Blättern besetzte Ausläufer,

Digitized by Google

die andere bildet im Herbst an der Basis des Stengels kurze, sitzende Winterknospen. Stets kann man solche unterirdischen

Fig. 19. Epilobium hirsutum. $^4/_5$ nat. Gr.
Das Ende eines im Winter getriebenen, 54 cm hohen Stengels in einen plagiotropen, horizontalen Ausläufer umgewandelt; an ihm zahlreiche Wurzelanlagen. Dieser Ausläufer unterscheidet sich von dem typischen unterirdischen durch stärkere Ausbildung der Blätter infolge des Lichteinflusses. Am 10. Jan. 1903 gez.

Ausläufer von Epilobium, indem man sie abschneidet und hell beleuchtet, zur Umwandlung in einen Laubtrieb bringen, wie schon Stahl (1884, S. 392) beobachtete.

Der umgekehrte Versuch, die Umwandlung von Laubtrieben in Ausläufer, gelingt ebenso. In der freien Natur sterben im Herbst die oberirdischen Laubtriebe ab. Bringt man vorher Topfpflanzen in das warme Gewächshaus oder hat man in

Digitized by Google

diesem schon seit dem Sommer stehende Kulturen, so beobachtet man mit der im Spätherbst eintretenden Lichtverminderung vielfach Umgestaltungen der Laubtriebe auch selbst dann, wenn sie bereits Blüten gebildet haben. An einem Exemplar zählte ich 30 von der Basis bis zur unveränderten Spitze verteilte Laubtriebe, deren Enden sich horizontal einstellten und dicht mit schmalen Blättern und jungen Wurzelanlagen bedeckt waren. Aber alle starben ab, weil die in der Erde befindlichen Ausläufer unter solchen Bedingungen zu stark wuchsen und die oberirdischen zum Absterben brachten. Durch höhere Temperatur trieb ich jetzt die Ausläufer an; ihre Enden entwickelten sich zu orthotropen Laubtrieben, die eine Höhe von 40 bis 50 cm erreichten. Dann aber trat wieder die Umgestaltung in Ausläufer ein, und dieses Mal ebenso an der Hauptachse, wie an den Seitenzweigen. Das Ende eines solchen metamorphosierten Haupttriebes stellt die Figur 19 dar; wegen des Lichteinflusses war er mit bleichgrünen Blättern besetzt, die von den typischen Blättern etwas verschieden waren.

Fig. 20. Lysimachia ciliata. $^7/_8$ nat. Gr. Ein beblätterter Trieb, seit Oktober als Steckling im Wasser im warmen Gewächshaus kultiviert, an der Spitze eine Ueberwinterungsknospe bildend, deren Niederblätter infolge der Wärme etwas locker abstehen.

Bei der vorhin erwähnten Lysimachia ciliata treten im Herbst die Winterknospen an der Basis der fruchttragenden Triebe auf, die dann zum Absterben kommen. Durch besondere Kultur-

Digitized by Google

weise hatte ich von dieser Art kräftige Pflanzen, die erst im Oktober überhaupt zum Blühen gelangten, in welchem Falle

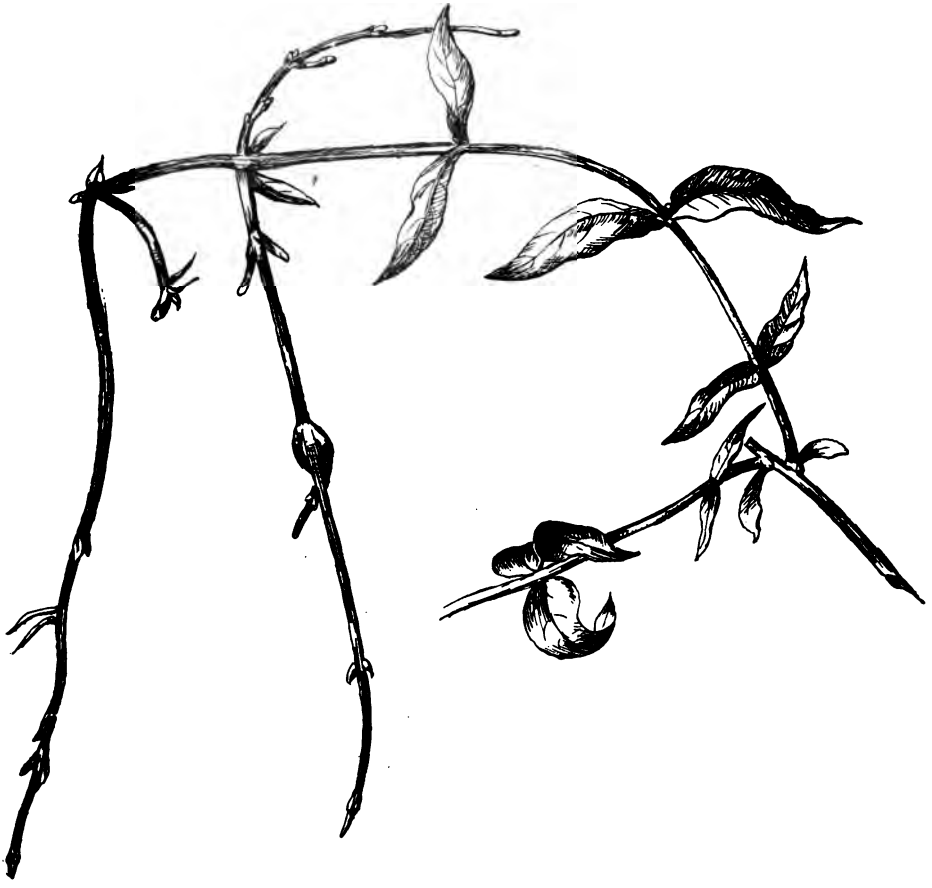


Fig. 21. Lysimachia vulgaris. $^4/_5$ nat. Gr.
Seitenzweig aus einem Inflorescenz-Steckling, der in feuchter Erde im Viktoriahaus kultiviert wurde, dem Boden anliegend und in ein Rhizom umgewandelt.

die Blüten in den Achseln gewöhnlicher Laubblätter saßen. Solche Triebe setzte ich im Oktober als Stecklinge in mein Gewächshaus. Sie wurzelten und bildeten im Laufe des Winters aus ihren Vegetationspunkten direkt Winterknospen, die dicht mit kurzen, schuppigen Niederblättern besetzt waren.

Digitized by Google

Sie lagen aber nicht, wie bei den typischen Knospen, schuppenförmig aufeinander, sondern waren infolge des Einflusses der Wärme etwas blattartig entwickelt (Fig. 20). Ein Vegetationspunkt eines solchen Lysimachia-Triebes kann demnach ent-

Fig. 22. Ranunculus lingua. $^{5}/_{6}$ nat. Gr.
Aufrechter Trieb, als Steckling im Herbst 1901 im warmen Mistbeet feucht kultiviert, an der Spitze in einen abwärts sich krümmenden Ausläufer umgestaltet. Am 20. Nov. 1901 gez.

Digitized by Google

Fig. 23. Teucrium scordium. 4/5 nat. Gr. Pflanze im Herbst 1901 in einem Graben bei Passendorf gefunden. Aus den Achseln der Blätter, in denen zum Teil noch offene Blüten sitzen, entspringen dunkelviolette Ausläufer mit Niederblättern; einige hatten an der Basis noch den Charakter von Laubzweigen. Am 30. Sept. 1901 gez.

weder nach der Bildung einer Anzahl Blüten untätig werden und absterben, oder er kann von neuem zur Bildung eines Laubsprosses oder zu der einer Winterknospe veranlaßt werden.

Nur kurz will ich einiger anderer Pflanzen, bei denen ich entsprechende Resultate erhalten habe, erwähnen, um eben darzulegen, wie die verschiedenartigsten Gewächse zu solchen Metamorphosen genötigt werden können. Lysimachia vulgaris, die im feuchten Viktoriahause während des

Digitized by Google

Sommers kultiviert wurde, bildete Laubtriebe, die auf der warmen feuchten Erde lagen, zum Teil in typische Ausläufer um. In den beiden letzten Jahren habe ich auch die Umwandlung der Stengel von Ranunculus lingua regelmäßig erhalten, als ich im September die Enden nicht blühender Triebe als Stecklinge im warmen Mistbeet kultivierte. Die Figur 22 zeigt ein solches Exemplar, aus dessen Ende ein abwärts sich krümmendes Rhizom entstanden ist. Solche Vorgänge können auch in der freien Natur, namentlich im Herbst, eintreten. Ich beobachtete in der Umgebung von Halle an dem beschatteten Ufer eines Grabens viele Pflanzen von Teucrium scordium, deren Stengel, während sie noch blühten, aus den Achseln der Blätter sich abwärts neigende, dicht mit kleinen Niederblättern besetzte Ausläufer entwickelten; man beobachtete auch hier charakteristische Mittelformen zwischen Ausläufern und Laubtrieben (Fig. 23.)

Die besprochenen Metamorphosen der verschiedenen Sproßformen gehören in die gleiche Gruppe von Erscheinungen, wie die Umwandlungen verschiedener Blattformen (Goebel), oder die von Knollen und Laubtrieben der Kartoffel (Vöchting). Hier interessieren noch Beobachtungen von Vöchting (1889) an einigen anderen Pflanzen. Er brachte aus Stecklingen gezogene Pflanzen von Stachys tuberifera und palustris im Herbst in das Zimmer und bemerkte, daß sowohl die Spitzen der Triebe wie auch Seitenknospen sich zu knollenartigen Rhizomen umgestalteten. In seinen Arbeiten über solche Metamorphosen legt Vöchting ein sehr großes Gewicht auf die Tatsache, daß allgemein die unterirdischen Organe, wie Knollen, Rhizome, ferner auch die Wurzeln an den basalen Teilen des Stengels entstehen, während die Laubtriebe an den oberen apikalen Teilen hervorgehen. Dieser Einfluß des Ortes auf die formale Gestaltung der Organe prägt sich besonders dann aus, wenn solche Stengel z. B. in Form von Stecklingen in umgekehrter Stellung kultiviert werden. Auch dann beobachtet man wesentlich die gleiche Verteilung der neu entstehenden Organe. Vöchting bezeichnet diese Eigenschaft der Stengel mit einem Ausdruck von Pfeffer als Verticibasalität (1887, S. 22); in ihr drückt sich der von Vöchting

Digitized by Google

zuerst erkannte polare Gegensatz von Spitze und Basis solcher Organe aus. Die Ursachen, welche den Ort der Rhizom- oder Knollenbildung bestimmen, sind innere; „sie beruhen auf der Konstitution des Organismus und sind mit dieser gegeben“ (1889, S. 1). Diesem allgemeinen Satz kann man zustimmen; es fehlt nur eine Hauptsache, was unter der Konstitution zu verstehen ist. Nach meiner Auffassung muß eben, wie ich in der Einleitung auseinandergesetzt habe, zwischen der specifischen, konstanten Struktur und den variablen, inneren Bedingungen unterschieden werden. Die Verticibasalität, ganz allgemein die Polarität, gehört nicht zu den konstanten Eigenschaften; sie kann, wie Pfeffer (1901, S. 187) hervorhebt, nicht im Urmeristem „inhärent“ sein. Das geht übrigens unzweifelhaft aus Vöchtings eigenen Versuchen, wie aus den meinigen hervor. Jede Seitenknospe, gleich an welchem Ort sie entsteht, kann zu einem Laubtrieb oder zu einem Rhizom werden; selbst wenn diese in einer bestimmten Richtung bereits entwickelt ist, so kann diese Entwickelung nach einer anderen umgeändert werden. Die inneren Bedingungen des Ortes sind demnach höchst veränderlich. Wir kennen sie leider nicht näher bis jetzt, wir können nur vermuten, daß sie eine Folge der vorhergehenden Entwickelung sind, durch die die Gewebe eine bestimmte Ausbildung erfahren haben, durch die die Stoffwanderung z. B. von organischen Stoffen eine andere nach der Basis als nach der Spitze ist; das bedingt den tatsächlichen Unterschied im Verhalten von Spitze und Basis. Der günstige Einfluss z. B. der Basis für die Entstehung von Knollen und Rhizomen kann um so stärker hervortreten, je länger die Entwickelung gedauert hat. Die Spitze eines blühenden Triebes von Epilobium hirsutum, der $1^1/_2$ m hoch ist, wird äußerst schwierig zur Umwandlung in einen Ausläufer gebracht werden können. Läßt man aber einen solchen Haupttrieb unter Verhältnissen wachsen, die von Anbeginn seine inneren Bedingungen in der wünschenswerten Richtung verändern, so kann man seine Spitze ohne Schwierigkeiten in einen Ausläufer umwandeln. Man kann, wie Vöchting selbst gezeigt hat, noch weiter gehen, man kann von den

Digitized by Google

Vegetationspunkten, wie sie in den „Augen" der Kartoffel vorliegen, ausgehen und nun mit Hilfe äußerer Bedingungen direkt entscheiden, was aus ihnen werden soll. Hier hat die Polarität eine ganz nebensächliche Bedeutung, weil sie noch gar nicht zur Ausbildung hat kommen können.

Ueberblickt man die bisher besprochenen Beobachtungen, so muß man die Ueberzeugung gewinnen, daß Umwandlungen der Organe, die einer Kategorie, wie der des Blattes oder Sproßes angehören, bei allen Pflanzen nicht bloß möglich sind, sondern später auch zu verwirklichen sein werden. Zu dieser Ueberzeugung drängen auch die Resultate der Experimente, welche die Natur mit ihren Objekten angestellt hat. Der besondere Zweig der Botanik, die Teratologie oder Lehre von den Mißbildungen, liefert ein überreiches Material von Metamorphosen der mannigfachsten und merkwürdigsten Art (vergl. z. B. das Werk von Penzig über die Teratologie). Allerdings hat de Vries durch seine Versuche festgestellt, daß solche Mißbildungen, wie z. B. die Vergrünungen der Blüten, die Fasciationen u. dergl., vielfach konstante Merkmale gewisser Varietäten oder Rassen sind. Daraus folgt aber nicht, daß die gleichen Erscheinungen nicht auch durch äußere Einflüsse veranlaßt werden können. Gerade für die Vergrünungen hat Peyritsch (1882) den Nachweis geführt, daß sie durch äußere Reize von gewissen Milben hervorgerufen werden. Das Gleiche kann später für alle solche Mißbildungen nachgewiesen werden.

Sehr viel schwieriger liegt die Frage, ob Organe, die verschiedenen Kategorien angehören, ineinander umgewandelt werden können. Goebel (1898, S. 154) hebt die Tatsache hervor, daß niemals ein Blatt sich in einen Sproß oder eine Wurzel (oder umgekehrt) umwandelt. Wenn man aber an der Anschauung festhält, daß jede Zelle die Potenzen für die Entwickelung aller Organe in sich schließt, so muß man theoretisch die Umwandlung so heterogener Organe für möglich halten (vergl. Pfeffer 1901, S. 166). Wir kennen auch bereits, wie Pfeffer darlegt, Tatsachen, die dafür sprechen, wie die normale Umwandlung der Wurzel von Neottia in einen Sproß, wie die

Digitized by Google

Beobachtungen Beyjerincks (1886, S. 42) an Rumex acetosella, bei der Knospenanlagen an Wurzeln sich wieder in Wurzeln umwandeln können. Philippi (1901, S. 96) will bei Crocus sogar die Metamorphose einer Wurzel in ein grünes, blattartiges Gebilde beobachtet haben. Es ist daher zu hoffen, daß solche Metamorphosen ganz verschiedenartiger Organe später auf dem Wege des Experimentes gelingen. Das große Gebiet der Metamorphose, einst der Tummelplatz naturphilosophischer Träumereien, wird immer mehr einer der wichtigsten Abschnitte der kausalen Morphologie werden.

Nach der Feststellung der praktisch erreichbaren Metamorphose erhebt sich auch hier die Frage nach dem Einfluß der verschiedenen Bedingungen, die hier wie bei jedem Gestaltungsvorgang zusammenwirken müssen. Sachs (1880 u. 1882) hat für alle solche Umwandlungen eine bequeme, anschauliche Formel gegeben, indem er sich die Bildung eines Organs durch spezifische, chemische, fermentartig wirkende Stoffe veranlaßt denkt. Im allgemeinen hat man sich ablehnend (vergl. z. B. Pfeffer 1901, S. 234, ferner die eingehende Kritik von Driesch 1901, S. 114) gegen diese Annahme der Bildungsstoffe verhalten, weil sie zu augenscheinlich nur eine einfache Umschreibung des Problems darstellt. Der Gedanke, daß bei allen formativen Prozessen auch die Qualität der Stoffe eine Rolle spielt, ist gewiß richtig; aber ebenso wirken die Quantität der Stoffe, der Wassergehalt, der damit zusammenhängende osmotische Druck und andere noch unbekannte Einflüsse mit; die entscheidenden inneren Faktoren einer Metamorphose kennen wir in keinem einzigen Falle. Die Kenntnis aller äußeren Bedingungen für die Metamorphose eines Organs, wie eines Sprosses oder einer Inflorescenz, kann auch im besten Falle nicht genügen, weil jedes Organ, das uns als etwas Einheitliches erscheint, tatsächlich aus einer ganzen Reihe von verschiedenen morphologischen, anatomischen und physiologischen Merkmalen besteht. Ich halte es für eine der wichtigsten Aufgaben der Entwickelungsphysiologie, die besonderen Bedingungen für ein jedes solcher Merkmale aufzusuchen — eine Aufgabe, die aber bisher noch nie wirklich in Angriff genommen worden ist.

Digitized by Google

Die Möglicheit, es zu tun, liegt indessen vor. Bei der Besprechung der Metamorphosen der Veronica-Inflorescenz machte ich bereits aufmerksam, daß während dieses Vorganges sich die einzelnen Merkmale, Blattform, Blattstellung, Behaarung, verschieden verhalten. Die interessanten Mittelbildungen, die Charaktere zweier verschiedener Organe zeigen, wie sie z. B. von Vöchting bei den Kartoffelsprossen, sehr häufig bei den Metamorphosen der Blütenteile beobachtet worden sind, lehren unzweifelhaft, daß die einzelnen Merkmale eines Organs sich sondern, sich mit denen eines anderen Organs in verschiedenster Weise kombinieren können. Diese relative Selbständigkeit nötigt zu der Auffassung, daß die Merkmale von verschiedenartigen, für jedes charakteristischen Bedingungen abhängen. So hat auch Vöchting (1887, S. 45) an Knollen der Kartoffel, die an vergeilten Laubtrieben im Dunkeln entstanden waren, den Mangel der Stärkebildung beobachtet; die Entstehung wie das Wachstum der Knollen lassen sich also von der Stärkeablagerung trennen.

Ein besonders deutliches Beispiel geben gewisse Reaktionsweisen gegenüber äußeren Reizen, wie der Schwerkraft und dem Licht. Nachdem Sachs in seinen grundlegenden Untersuchungen den positiven und negativen Geo- und Heliotropismus kennen gelehrt hatte, wurde ein weiterer Fortschritt durch Frank (1870) angebahnt, der auf sich horizontal einstellende Organe wie: Ausläufer, Rhizome, Blätter, aufmerksam machte. Frank führte die Begriffe des transversalen Geo- und Heliotropismus ein; Sachs (1878) nannte später alle solchen Organe, die eine zur Lotrichtung geneigte Stellung einnehmen, plagiotrop, im Gegensatz zu den orthotropen Hauptachsen bei Stengeln und Wurzeln. Schon Frank zeigte, daß das gleiche Organ je nach den äußeren Bedingungen, verschiedene Stellungen einnimmt, daß z. B. die im Licht kriechenden Sprosse von Polygonum aviculare im Dunkeln sich aufrichten. Diese Veränderung der Stellung tritt noch viel auffallender in den wichtigen Untersuchungen von Stahl (1884) hervor, nach denen z. B. transversal-geotropische Ausläufer von Adoxa durch den Einfluß des Lichtes positiv geotropisch werden. Eine Reihe von

Digitized by Google

Forschern, wie Wiesner, Oltmanns, Czapek, Maige, haben sich mit diesen Umstimmungen des Geotropismus solcher plagiotropen Organe beschäftigt. An dieser Stelle will ich nicht auf die speziell physiologischen Fragen eingehen, sondern diejenige Seite der Frage berühren, in welchem Zusammenhange solche Aenderungen des Geotropismus mit der eigentlichen Metamorphose stehen. Die Antwort lautet: beides braucht nicht notwendig zusammenzuhängen; die Art des Geotropismus ist ein relativ selbständiges Merkmal, das für sich variieren kann, ohne die morphologischen und anatomischen Merkmale zu verändern. Als Beispiel nehme ich die so oft untersuchte Glechoma hederacea mit ihren plagiotropen Ausläufern und den orthotropen Blütentrieben. Für die Untersuchung ist die von Maige (1900, S. 300) hervorgehobene Tatsache sehr wichtig, daß bei Frühjahrstrieben neben typischen Blütentrieben und Ausläufern auch verschiedene Zwischenformen vorkommen, die bald mehr den Charakter der einen, bald mehr den der anderen Sproßform tragen.

Die Frühjahrstriebe stellen daher ein sehr ungleichartiges Material vor infolge der im vorhergehenden Jahr sehr wechselnden äußeren Bedingungen. An solchen Frühjahrstrieben beobachtete Oltmanns (1897, S. 24), daß Ausläuferenden, die in einen dunklen Kasten eingeführt wurden, sich vertikal aufrichteten und dann am Licht zu einem völlig normalen, orthotropen Triebe wurden. Höchst wahrscheinlich waren die betreffenden Ausläufer ihrer Anlage nach orthotrope Organe. Denn im Sommer gelang der Versuch nicht. Sowie man typisch ausgebildete Ausläufer für den Versuch benutzt, so tritt weder im Frühjahr, noch sonst zu einer Zeit eine solche Umwandlung ein. Ich habe einen Ausläufer einer im übrigen beleuchteten Pflanze von Januar bis März fast drei Monate im Dunkeln wachsen lassen, ohne eine Aenderung zu beobachten. Wenn man ganze Pflanzen ins Dunkle stellt, so können junge Ausläufer sich etwas aufrecht erheben, aber sie werden dadurch niemals zu orthotropen Trieben. Nach den Untersuchungen von Maige (1900, S. 349) an Stachys silvaticus wirkt das direkte Sonnenlicht ähnlich wie Dunkelheit. „La

Digitized by Google

lumière directe et l'obscurité complète favorisent le retour à un géotropisme plus voisin du géotropisme négativ, seule la lumière diffuse favorise le géotropisme transversal". Für Glechoma paßt der Satz insofern nicht, als, wie Maige selbst zugiebt, direktes Sonnenlicht zunächst gar nicht den Geotropismus verändert. In meinen Kulturen haben die Ausläufer nach wochenlangem Einfluß des direkten Lichtes eher ihre Blüten gebildet, als daß sie orthotrop wurden. Man kann aber auf andere Weise den Geotropismus von Glechoma ändern, nämlich durch den Einfluß des Wassers, was bisher noch nicht beobachtet worden ist. Wenn man einen Ausläufer einer kräftig ernährten Pflanze in Wasser leitet, so wächst er darin weiter; aber allmählich krümmen sich die neuen Internodien aufwärts, bis sie die Wasseroberfläche erreichen. Dieses Verhalten zeigt sich im Licht ebenso wie im Dunkeln. Führt man eine Ausläuferspitze senkrecht aufwärts in ein Cylinderglas, das mit Wasser gefüllt ist, so wächst sie orthotrop darin aufwärts. Nach zwei Monaten erreichte die Spitze die Wasseroberfläche, und dann krümmte sie sich wieder horizontal. Tatsächlich war trotz des orthotropen Verhaltens der Trieb ein Ausläufer geblieben. Man kann also die geotropische Empfindlichkeit eines solchen Triebes für sich verändern, ohne daß deshalb notwendig auch die anderen Eigenschaften verändert werden. Hierzu ist vor allem ein Zusammenwirken verschiedener äußerer Einflüsse notwendig; für Glechoma am besten, soweit bisherige Versuche ein Urteil erlauben, die Kultur in hellem Licht, relativer Trockenheit der Luft, bei begrenzter Nahrungsmenge des Bodens. Wegen dieses Zusammenwirkens verschiedener Faktoren bei einer Metamorphose kann man auch einem Vorschlage von Sachs (1894, § 4—5) nicht folgen, der nach dem als wesentlich angenommenen Faktor Bary-, Photo-, Chemomorphose unterscheidet. Für einfache Gestaltungsvorgänge kann man sehr wohl diese Begriffe anwenden; so z. B. den der Chemomorphose für gewisse, durch bestimmte Stoffe veranlasste Gallenbildungen. Aber schon für die Gestaltungsprozesse der niederen Pflanzen reichen solche Begriffe nicht aus. Wenn man die Oogonienbildung von

Digitized by Google

Vaucheria wegen ihrer Abhängigkeit vom Licht als Photomorphose bezeichnet, so werden damit die anderen Factoren: die Einschränkung des Wachstums, der Einfluß der Nährsalze, gar nicht berücksichtigt. Bei den Metamorphosen oder überhaupt den Gestaltungsvorgängen der Phanerogamen ist es noch viel weniger möglich, einen Faktor als den wichtigsten hervorzuheben. Wenn wir dann einen Faktor, wie den überall mitwirkenden Einfluß des Lichtes, betrachten, so setzt sich dieser selbst aus sehr verschiedenartigen Wirkungen zusammen, teils aus solchen auf die Ernährung, teils solchen auf die Transpiration und den Gaswechsel, und wer weiß, was das Licht sonst noch für Wirkungen ausübt. Bisher ist eine deutliche Sonderung solcher Wirkungen nicht möglich gewesen.

Neben den direkten äußeren, neben den inneren Bedingungen existieren nach Noll (1900a u. b) noch andere Einflüsse, die von der Form und Lage des eigenen Körpers ausgehen und die für gewisse Gestaltungsprozesse wichtig sind. Noll beobachtete die interessante Tatsache, daß an gekrümmten Wurzeln der verschiedensten Pflanzen (1900b) die neu angelegten Seitenwurzeln nur auf der Konvexflanke entstehen. Da Noll gar keine inneren oder äußeren Gründe für dieses Verhalten auffinden konnte, so kam er zu der Annahme von „Körperformreizen" und stützte sie durch den Hinweis auf andere bisher unerklärte Erscheinungen, wie den Exotropismus der Blütenstiele, die Exotrophie (Wiesner), den Autotropismus u. s. w. Die den Pflanzen zugeschriebene Reizbarkeit auf Grund der Wahrnehmung von Reizen, die von der Form und Haltung des eigenen Körpers ausgehen, bezeichnet Noll als Morphoästhesie. Inbezug auf die Wurzel sagt Noll (1900a, S. 3): „Es ist die der Wurzel irgendwie gegebene Form, welche an sich dem bei geradem Wuchse durchaus radiären Organ eine Dorsiventralität induziert." Wenn man ein teleologisches Prinzip annimmt, das die Gesamtform des Körpers wie die Lage der Teile zu einander bewirkt, so kann man alle die von Noll aufgeführten Vorgänge als zweckmäßige Wirkungen dieses Prinzipes auffassen. Es macht mir fast den Eindruck, als wenn die Morphoästhesie nur ein anderer Ausdruck für

Digitized by Google

ein solches Prinzip ist. Vom kausalen Standpunkt ist das keine Erklärung, wenn ich sage, ein gekrümmter Pflanzenteil empfindet die Aenderung der Form und sucht sie wie in den Fällen des Autotropismus wieder auszugleichen. Ebensowenig kann ich das Verhalten der Wurzel erklären, wenn ich von ihr sage: ein Empfindungsvermögen bewirkt ihre Umänderung in ein dorsiventrales Gebilde. Wenn ich die Form ändere, z. B. die Wurzel krümme, so müssen notwendig innere Umlagerungen stattfinden. Diese können in dem einen Falle wirkungslos sein, in anderen Fällen, wie bei den Wurzeln, den Pilzfäden, die Bildung von Seitenzweigen an der Konvexflanke auslösen. Aus der heutigen Unkenntnis dieser, durch die Krümmung veranlaßten inneren Veränderungen kann ich jedenfalls nicht schließen, daß solche nicht wirksam sind. Wenn ich eine Wurzel krümme, so könnte die Wasserversorgung an der konvexen gedehnten Seite viel besser sein als an der gedrückten Konkavseite; oder es könnten andere Lebensprozesse verändert sein. Ich kann jedenfalls in der Annahme einer solchen Morphoästhesie keinen Vorteil erblicken. Da es sich um so wenig geklärte Vorgänge handelt, so kann man die Annahme weder widerlegen noch beweisen. Eher gelingt ihre Prüfung, wenn es sich um Vorgänge handelt, die experimentell angreifbarer sind. Noll meint, daß bei der Regeneration abgeschnittener Pflanzenteile formative, aus der Morphoästhesie entspringende Reize eine ausschlaggebende Rolle spielen. Die Störung der Form infolge der Verwundung soll das Auftreten der Neubildungen erklären. In dem folgenden Kapitel wird sich die Unwahrscheinlichkeit dieser Annahme ergeben.

Digitized by Google

V. Ueber Regeneration.

Bei den Versuchen über Aenderungen der Entwickelung, über Metamorphosen der Organe habe ich wie andere Forscher einen ausgedehnten Gebrauch der Stecklingsmethode gemacht. Abgeschnittene Pflanzenteile haben die Fähigkeit, durch Bildung neuer Wurzeln und Knospen wieder zu einem Ganzen zu werden. Die ersten grundlegenden Untersuchungen dieser Vorgänge verdankt man Vöchting (1878 u. 1884). Die Vorgänge, welche bei Pflanzen nach Verletzungen oder nach völliger Abtrennung einzelner Stücke eintreten und die die Wiederherstellung zu einem Ganzen herbeiführen, will ich ebenso wie Goebel (1898, S. 36) unter den gemeinsamen Begriff der Regeneration zusammenfassen. Nur bei sehr jugendlichen Geweben, z. B. Vegetationspunkten, Farnprothallien, wird von dem verletzten Organ eine Neubildung eingeleitet, die es wieder herstellt. Diese Art der Regeneration kann man, wie Küster (1903, S. 8) im Anschluß an die Zoologie vorschlägt, als Restitution bezeichnen. Eines der interessantesten Beispiele für eine solche Restitution sind die Primärblätter von Cyclamenarten, bei denen nach Hildebrand der Stiel imstande ist, an Stelle der entfernten Blattspreite eine neue zu bilden. Winkler (1902) und Goebel (1902) haben beide den Vorgang näher untersucht. Für die weitere Besprechung ist ein Versuch von Winkler von besonderem Interesse. Durch Eingipsen der Spreite ohne ihre Entfernung wurde der Stiel veranlaßt, eine neue zu bilden. Den Grund für diese Regeneration sieht Winkler in dem „Außerfunktionsetzen des zu regenerierenden Organes".

Digitized by Google

In der Mehrzahl der Fälle treten bei verwundeten oder abgeschnittenen Pflanzenteilen Ersatzbildungen auf, die oft entfernt von der Wundstelle entstehen können. Fassen wir die wesentlichen Resultate der Untersuchungen Vöchtings (1878) kurz zusammen, die ganz besonders an Weidenstecklingen gemacht wurden, so ergiebt sich folgendes:

1. Die Neubildung von Wurzeln und Sprossen, oder die Entfaltung bereits angelegter Organe geschieht infolge der Verletzung des Cambiums.

2. Die Wurzeln entstehen am basalen Pol, die Sprosse am apikalen Pol des Stengels, gleich ob dieser normal aufrecht oder invers gehalten wird. Die Wurzelstecklinge bilden am apikalen Pol Wurzeln, am basalen Sprosse. Die Blattstecklinge treiben an der Basis sowohl Wurzeln wie Sprosse.

Die bei Wurzeln und Stengelstücken besonders hervortretende Polarität stellt eine rein innere, erbliche Bedingung vor.

3. Schwerkraft und Licht können fördernd oder hemmend einwirken und auch den Ort der Ersatzbildung beeinflussen; aber sie treten doch an Bedeutung gegenüber den inneren Bedingungen zurück.

Die Frage, warum überhaupt Ersatzbildungen an verletzten Pflanzenteilen auftreten, hat Vöchting nicht näher berührt. Dagegen hat Sachs bei der Besprechung der Vöchtingschen Versuche die Frage klar formuliert (1880, S. 1180): „Wie kommt es, daß die bloße Abtrennung eines Stückes, eine Neubildung von Organen an Orten hervorruft, wo sie ohne diese Abtrennung oder ohne andere störende Einflüsse niemals eintreten würde?“ Sachs beantwortete die Frage mit einer Hypothese, die er dann auf die Einwürfe Vöchtings hin etwas veränderte; ich halte mich an die Darstellung, die Sachs später in seinen Vorlesungen gab (2. Aufl. 1887, Kap. 28). Sachs nimmt zunächst wurzel- und sproßbildende Substanzen an, von denen die ersteren gemäß einer inneren Disposition der Pflanze nach unten, die anderen nach oben wandern. Bei einem Steckling sammeln sich daher die wurzelbildenden am basalen, die sproßbildenden am apikalen Pol. Außerdem wirken aber direkte äußere Einflüsse, besonders Licht und Schwerkraft

Digitized by Google

ein. Die letztere besonders soll dahin wirken, die wurzelbildenden Stoffe nach abwärts, die sproßbildenden nach aufwärts zu treiben. In normaler Stellung vereinigen sich innere Disposition und Schwerkraftseinfluß zu gleicher Wirkung; in umgekehrter Stellung wirken sie einander entgegen. Es hängt dann von der Reaktionsfähigkeit der Pflanze ab, ob und in welchem Grade die Schwerkraft die innere Disposition überwindet.

Sehen wir von der schon früher besprochenen Hypothese der spezifischen Bildungsstoffe ab, so finden wir bei Sachs noch eine zweite Hypothese in der Annahme, daß die Schwerkraft die Stoffwanderung entsprechend dem positiven und negativen Geotropismus beeinflußt, und schließlich bleibt doch noch die innere Disposition der Polarität übrig. Ein wesentlicher Fortschritt ist durch die Darlegungen von Sachs in der Regenerationsfrage nicht erreicht worden; sie sind aber sehr bemerkenswert als erster Versuch einer kausalen Erklärung.

Seit alter Zeit, bis in die neueste hinein, hat man versucht, vom teleologischen Standpunkt aus ein Verständnis der Regeneration zu gewinnen. Schon die älteren Botaniker haben der Pflanze einfach die Fähigkeit beigelegt, nach Verletzungen gerade diejenigen Organe zu bilden, die sie nötig hat. In eine mehr wissenschaftliche Form ist dieser Gedanke durch Pflüger gebracht worden. Denn sein teleologisches Kausalprinzip, das schon in der Einleitung (S. 13) erwähnt wurde, sagt eben auch nichts weiteres aus, als daß bei solchen Stecklingen die Wurzeln und Knospen deshalb erscheinen, weil die Pflanze ihrer bedarf. In dem schon mehrfach erwähnten Werk über Regulationen bei Tieren und Pflanzen gibt Driesch dem teleologischen Gedanken einen anderen Ausdruck. Bei der Frage nach der auslösenden Ursache der Regeneration betont Driesch (1901, S. 61), daß für viele Fälle, besonders bei Pflanzen, aber auch bei Tieren, z. B. bei der Wiederbildung der Linse, Restitutionsvorgänge ausgelöst werden, die gar nicht von der Wundfläche ausgehen. Driesch fährt dann fort: „Durch diese Fälle erscheint in tieferem Sinn die Wundfläche als solche, erscheint sogar das eigentliche Kri-

Digitized by Google

terium der echten Regeneration, das Geschehen von einer Wundfläche aus als unwesentlich. Das „Nichtmehrvorhandensein" eines gewissen Organs oder Organkomplexes erscheint vielmehr als das, was auslöst, was bei dieser besonderen Art der Restitution, die wir Regeneration nennen, nun gerade an der Wundfläche auslöst." Auch in den weiteren Darlegungen (l. c., S. 127) sieht Driesch das Entscheidende, was die Regeneration hervorruft darin, daß der Organismus etwas Fehlendes zu ersetzen sucht. Von anderen Gesichtspunkten ausgehend, hat auch Noll (1900b, S. 408), wie ich im vorhergehenden Kapitel erwähnte, einen ähnlichen Gedanken ausgesprochen. Für Noll liegt in der durch die Verletzung herbeigeführten Formstörung die Veranlassung zur Regeneration; der Körper empfindet diese Störung vermöge der ihm beigelegten Morphoästhesie und sucht sie zu beseitigen, indem er die Gesamtform wieder herstellt.

Man kann sich also auf verschiedenem Wege die Zweckmässigkeit verständlich machen, die man in der Regeneration zu sehen gewohnt ist. Aber alle solche Ueberlegungen helfen uns nicht von der Stelle, wenn wir mit Sachs nach den Gründen fragen, die das Erscheinen von Organen nach Verletzungen bedingen. Solche Betrachtungen, wie die von Driesch und Noll, können zu einer brauchbaren Fragestellung führen; man kann untersuchen, ob denn das Fehlen eines Organs oder die Störung einer Form tatsächlich einer der Gründe sein kann. Aber man wird viel sicherer zu Fragen kommen, die sich durch Versuche prüfen lassen, wenn man ganz allgemein nach den Bedingungen der Regeneration forscht. In dieser Hinsicht geben uns einige Arbeiten von Wakker und besonders Goebel neue Anhaltspunkte.

Die Arbeit von Wakker (1885) beschäftigt sich mit dem bekannten Bryophyllum calycinum, dessen Blätter nach der Abtrennung zahlreiche Knospen entwickeln. Nach Wakker (1885, S. 99) wirkt als auslösender Reiz der Entwickelung eine „Störung der Wasserbewegung", und er stützt sich dabei auf Versuche, in denen am Stengel sitzende Blätter durch Untertauchen in Wasser zur Knospenbildung veranlaßt wurden.

Digitized by Google

Mit einer verwandten Art, dem Bryophyllum crenatum, hat Goebel (1902 und 1903) eine Reihe interessanter Versuche angestellt, indem er auch ohne Abtrennung der Blätter die Knospen, die sehr früh angelegt werden, zur Entwickelung gebracht hat. Dies gelang 1. nach querer Durchschneidung des Mittelnerven; 2. durch Wegschneiden der Gipfel, wie der Seitenknospen; 3. durch Eingipsen sämtlicher Vegetationspunkte (1903, S. 134). Auch bei Begonia Rex, bei der an unverletzten Blättern keine deutlichen Anlagen von Knospen vorhanden sind, ließ sich ihre Bildung veranlassen, indem man die Sproßvegetationspunkte entfernte. Aus jenen Versuchen, denen man diejenigen von Wakker, ebenso die von Winkler bei Cyclamen anschließen kann, folgert Goebel mit Recht, daß eine Abtrennung für die Knospenbildung nicht entscheidend ist und daß auch der Wundreiz als solcher keine Rolle spielt. Goebel sieht den Hauptgrund für die Auslösung der Knospenbildung in der Beseitigung der Hemmung, welche durch die Sproßvegetationspunkte ausgeübt wird; diese nehmen die in den Leitungsbahnen strömenden Baustoffe in erster Linie in Anspruch. Nun hat aber Goebel (1902, S. 418) gelegentlich bei Bryophyllum calycinum die Entfaltung der Knospen auch ohne irgend einen Eingriff beobachtet, und er sieht die Ursache darin, „daß die Leitungsbahnen am Sproß oder der Wurzel nicht normal funktionieren". Ebenso hat Goebel das Auftreten von Knospen an Blättern von Cardamine pratensis gesehen, die sich an nassen Standorten befand. Auf diese Erscheinungen legt nach meiner Meinung Goebel ein zu geringes Gewicht; sie gerade sind geeignet, das Problem von einer neuen Seite zu fassen.

Meine eigenen Versuche sind von folgendem Gedankengang aus bestimmt worden. Die Entfaltung bereits angelegter Knospen und Wurzeln, sowie ihre Neubildung hängt von einem Komplex bestimmter innerer Bedingungen ab, die, wenn sie alle vorhanden sind, die Bildungsprozesse auslösen und herbeiführen müssen, vorausgesetzt, daß überhaupt die spezifische Struktur der Zelle die nötigen Potenzen hat. Diese inneren Bedingungen hängen, wie in allen Fällen, von äußeren ab; wir müssen also

Digitized by Google

diese zu erkennen suchen. Kennen wir sie, so müssten sich die Bildungsprozesse jederzeit herbeiführen lassen, ganz unabhängig davon, daß man Verletzungen und dergl. macht. Eine alte wohlbekannte Erfahrung lehrt, daß z. B. für die Wurzelbildung vieler Pflanzen eine Wasserzufuhr nötig ist. Es fragt sich nun, ob nicht wenigstens bei manchen Pflanzen diese Wasserzufuhr genügt, um als auslösender Reiz zu wirken. Deshalb habe ich im Winter 1901/02 Versuche mit den so oft benutzten Weiden gemacht, um sie ohne irgend eine Verletzung zur Wurzelbildung zu bringen.

Schon Vöchting (1878, S. 119—143) hat versucht, durch lokale Einwirkung von Wasser an Stecklingen der Weide die Wurzelbildung zu beeinflussen. Doch fand er, daß, wenn ein gewisses Quantum von Wasser für den Bildungsprozeß vorhanden ist, der morphologische Ort der Neubildung vorwiegend durch die Polarität bestimmt wird, gleichviel, ob der Zweig sich in Wasser, feuchter oder trockener Luft befindet. Ich nahm zum Versuch in Töpfen eingepflanzte Individuen von Salix laurina oder 1 Meter lange Triebe von Salix pentandra und brachte an einzelnen Stellen cylindrische, mit Wasser gefüllte Gläser an: das Resultat war rein negativ, bestätigte die Angaben Vöchtings. Aber die Ueberzeugung, daß der Versuch gelingen müsse, war doch so stark, daß ich die verschiedensten Arten prüfte. Unter den Weidenarten fiel mir bald die Salix alba vitellina pendula (Späth) auf durch die Leichtigkeit, mit der die Wurzeln hervortraten. Ich brachte die Stecklinge in möglichst feuchte Luft, in Glascylinder mit Filtrierpapier, das in Wasser tauchte. Die Cylinder standen selbst in einem feuchten, kleinen Gewächshaus bei einer Temperatur von 23—25°, fast dunkel. Unter diesen Umständen trieben die Wurzeln an der ganzen Oberfläche aus, wenn sie auch an der Basis zuerst und meist sich stärker entwickelten. Stand aber der Steckling umgekehrt mit seinem apikalen Ende direkt in Wasser, so genügte das bereits, den hier entstehenden Wurzeln den Vorsprung zu geben (Figur 24).

Nun nahm ich in Töpfen eingepflanzte Salix vitellina und brachte an älteren und jüngern Zweigen mit Vermeidung

Digitized by Google

Fig. 24. Salix alba vitellina pendula nova Hrt. $^2/_3$ nat. Gr.

Ein Steckling umgekehrt mit apikalem Ende in Wasser, in sehr feuchter Luft bei 23—25°. An allen Knoten Wurzeln hervorbrechend; die am apikalen Ende waren die längsten. Die Knospen am besten auch am apikalen Ende entwickelt.

jeder Verletzung die mit Wasser gefüllten Gläschen an. In 8 bis 14 Tagen traten überall die Wurzeln hervor, die bereits angelegt waren. Aber ebenso entstanden auch wie bei den Stecklingsversuchen neue Wurzeln. Ich ließ ein solches Gefäß austrocknen, so daß die Wurzeln abstarben und goß dann von neuem Wasser hinzu. Nach einiger Zeit traten wieder Wurzeln hervor. An einjährigen Zweigen gelang der Versuch nicht so gut; hier kann die Wurzelbildung viel leichter hervorgerufen werden, wenn man die jungen Enden direkt in Wasser taucht. Ueberall brechen dann die Wurzeln hervor. Man kann den gleichen Versuch mit langen Stecklingen machen, wenn man in mäßig feuchter Luft an bestimmten Stellen Wasser einwirken läßt (Fig. 25).

Nach diesen Versuchen mußte ich an-

Digitized by Google

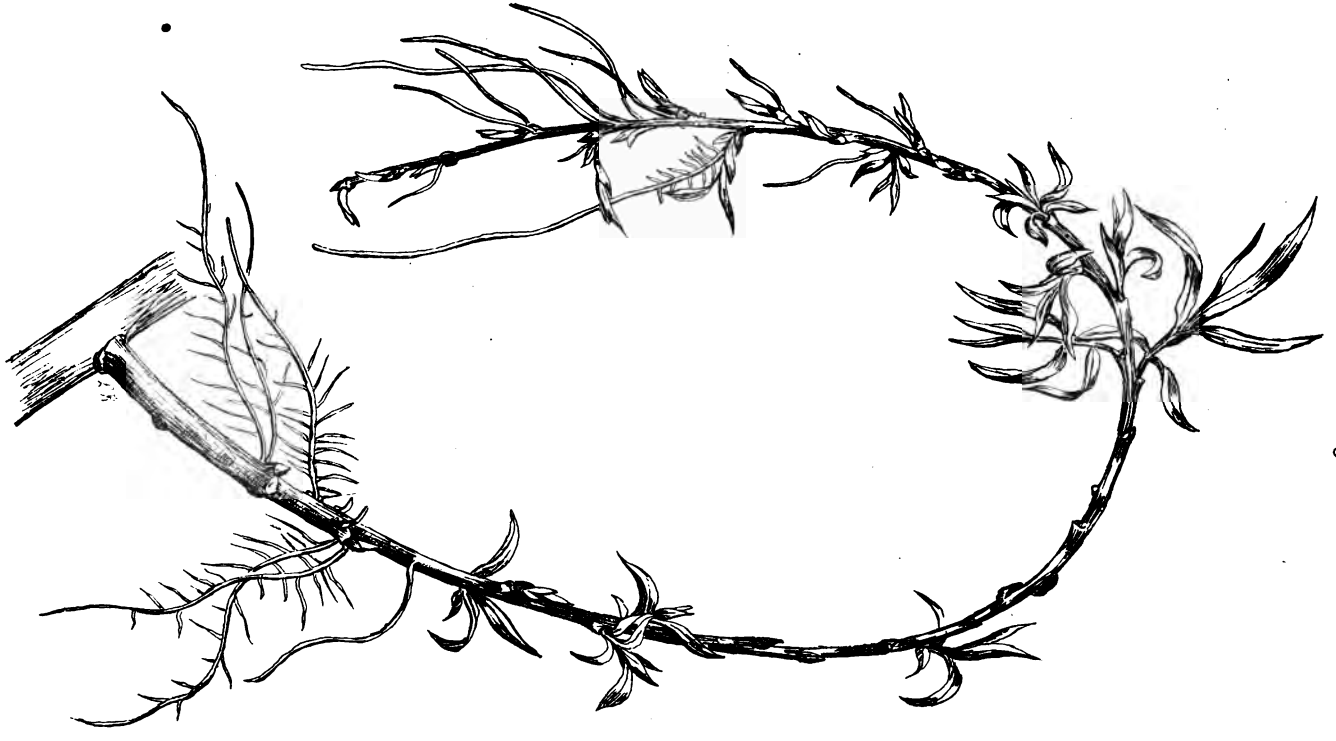


Fig. 25. Salix alba vitellina pendula nova Hrt.

Zweig unverletzt an einem größeren Steckling, in feuchtem Sande (hell und warm kultiviert), am unteren Teil mit einem Cylinderglas mit Wasser umgeben, oberer Teil direkt in Wasser tauchend; die Gläser mit Wasser nicht gezeichnet; Zweig für das Zeichnen stärker gekrümmt. An beiden mit Wasser umgebenen Stellen lebhafte Wurzelbildung. Inbezug auf die Knospenentwickelung die stärkste Ausbildung am Zweig außerhalb des Wasssers; die Endknospen wenig entwickelt wohl wegen mangelnden Sauerstoffes.

Digitized by Google

nehmen, daß eine genügende Durchtränkung der Rinde mit Wasser bis zum Cambium an jedem beliebigen Ort des Weidenstengels Wurzelbildung veranlaßt. Warum gelang aber der Versuch mit den anderen Weidenarten nicht? Die Antwort lautet, daß bei ihnen die Korkschicht zu dick und zu wenig permeabel für Wasser ist. Die Richtigkeit dieser Auffassung wurde durch die Versuche mit S. pentandra bestätigt. Ich schabte vorsichtig in der Mitte von Stecklingen die Korkschicht ab, so daß die grüne Rinde bloßgelegt wurde. In Berührung mit Wasser traten an diesen Stellen und in ihrer Nähe die Wurzeln hervor; eine Verletzung des Cambiums war dabei ganz ausgeschlossen (s. Fig. 26).

Bei den Versuchen mit Salix vitellina konnte die Polarität keinen irgend wie entscheidenden Einfluß ausüben. Sie konnte höchstens die stärkere Entwickelung der Wurzeln an älteren Teilen herbeigeführt haben, wenn auch ebenso gut das Alter der Anlagen, die bessere Ernährung hierbei mitgewirkt haben. Die Polarität tritt erst zu Tage, wenn man Stecklinge macht. Aber man kann auch an diesen die Polarität verändern oder völlig umkehren. Ich nahm zwei Stecklinge von Salix pentandra und stellte den einen aufrecht, den anderen umgekehrt mit den Enden in das Wasser eines Cylinders, der im vorhin genannten Gewächshaus stand. An beiden Stecklingen war das apikale Ende ein paar Centimeter von der Korkschicht befreit. Nach 10 Tagen zeigte sich das Resultat (s. Figur 27). Der aufrechte Steckling hatte an seiner Basis der Regel gemäß Wurzeln erzeugt; das apikale obere Ende hatte an der ganzen Wundstelle Callus gebildet. Der umgekehrte Steckling hatte am apikalen Ende, der Regel entgegengesetzt, ebenfalls Wurzeln gebildet; die Callusbildung war durch das Wasser gehemmt worden. Noch auf anderem Wege kann man die Polarität umkehren. Stecklinge von Salix vitellina befanden sich mit ihren basalen Enden in einem Wassergefäß, das in einem fließenden kühlen Wasser von 8—11° C. stand. Die apikalen Enden, von einem mit feuchtem Filtrierpapier ausgeschlagenen Gläschen umhüllt, ragten mit diesem in die um 20° schwankende warme Luft des Gewächshauses hinein. Unter diesen Umständen traten die ersten Wurzeln nur an den apikalen Enden hervor.

Digitized by Google

Fig. 26. Salix pentandra. $^2/_3$ nat. Gr.
Steckling in der Mitte von der Korkschicht befreit und dann mit einem Wasser-gefüllten Glase umgeben, in der feuchten Luft bei 23—25° kultiviert; an der korkfreien Stelle direkt Wurzeln hervorbrechend.

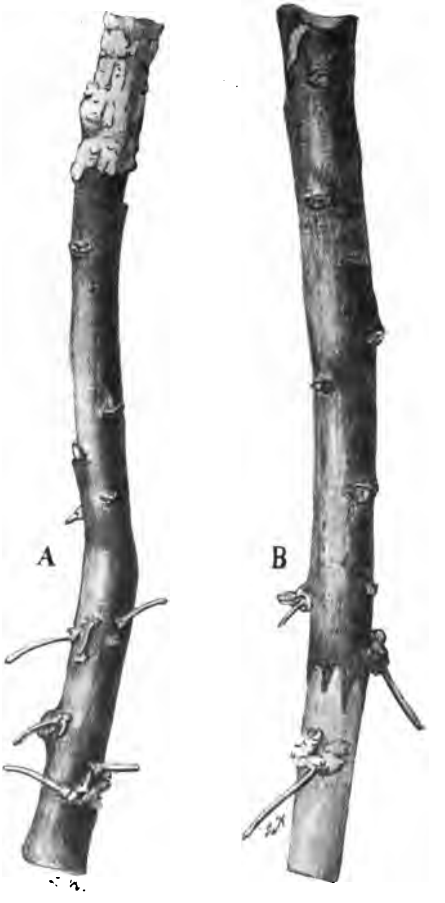


Fig. 27. Salix pentandra. $^2/_3$ nat. Gr.
Zwei Stecklinge, am apikalen Ende von der Korkschicht befreit, mit dem unteren Ende in Wasser, sehr feucht bei 23—25° kultiviert. A aufrecht; am apikalen Ende, wo die Korkschicht fehlt, lebhafte Callusbildung; am basalen Ende Wurzeln. B umgekehrt; am apikalen Ende wenig Callus, dagegen Wurzelbildung; basales Ende noch ganz frei von Wurzeln.

Digitized by Google

Aus den Versuchen, besonders mit Salix vitellina, kann man schließen, daß eine reichliche Wasserzufuhr als auslösender Reiz der Wurzelentfaltung und -bildung bei den Weiden wirkt. Das Licht, das nach Vöchting (1878, S. 161) und Sachs (1887, S. 529) einen stark hemmenden Einfluß ausübt, kommt für die Auslösung nicht in Betracht. Es hemmt je nach seiner Intensität in verschiedenem Grade das Wachstum der Wurzeln, es kann unter Umständen die Entfaltung ganz hindern. Für den praktischen Versuch wird die Hemmung in hohem Grade beseitigt, wenn man den einen Faktor des Lichts, die Wirkung auf die Transpiration, durch Umgebung mit Wasser oder sehr feuchter Luft beseitigt. Auch die Schwerkraft, deren Einfluß Vöchting genauer untersucht hat und auf die Sachs ein viel zu großes Gewicht legt, ist für die eigentliche Auslösung nebensächlich.

Wir wissen nicht, welche inneren Veränderungen der reichliche Wasserzutritt veranlaßt, durch die dann die Entwickelung der Wurzeln bedingt ist. Es wäre vielleicht auch denkbar, daß das gleiche Resultat durch einen anderen äußeren Faktor eintreten kann. Aber nichtsdestoweniger bleibt die Tatsache unbestreitbar, daß bei den Weiden und überhaupt bei vielen anderen Pflanzen die Wasserzufuhr dazu vollkommen ausreicht. Damit kann man eine ganze Reihe von Anschauungen für diese Fälle beiseite schieben.

Die Wurzelbildung wird nicht veranlaßt, weil eine Polarität (Vöchting) oder eine Störung der Stoffleitung (Sachs, Goebel), oder das Fehlen des Organs (Driesch), oder eine Formstörung (Noll), oder der Ausschluß einer Funktion (Winkler) vorliegt. Die Ursache der Wurzelbildung liegt vielmehr darin, daß in den Versuchen etwas hinzukommt, was vorher nicht genügend vorhanden war und daß damit alle Bedingungen für den Prozeß erfüllt sind. Irgend eine Verwundung oder Störung ist ausgeschlossen. Die zum Versuche benutzten Pflanzen blieben völlig gesund, trieben wie andere ihre Blätter und Blüten. Das Fehlen der Wurzelbildung unter gewöhnlichen Umständen erklärt sich sehr einfach daraus, daß Licht, relativ trockene Luft auf der einen Seite, lebhafter Wasser-

Digitized by Google

verbrauch aller Organe, besonders der Blätter, Zweigspitzen u.s.w., auf der anderen Seite hemmend einwirken. Von einer teleologischen Betrachtungsweise aus kann man die Reaktion der Weidenstengel als zweckmäßig beurteilen, wenn sie auch für das ganze Individuum eines Weidenstrauches ziemlich gleichgültig erscheint.

Gewiß wäre es voreilig, geradezu unrichtig, wollte man annehmen, daß sich alle Neubildungen nach dem gleichen Schema verhielten, da doch die spezifische Struktur der Arten und die aus der vorhergehenden Entwickelung stammenden, inneren Bedingungen eines Individuums sehr verschieden sind. In anderen Fällen kann die Entfaltung z. B. der Knospen und namentlich deren Neubildung von ganz anderen Reizen abhängen, und die Quantität und Qualität der zugeführten Stoffe kann viel entscheidender sein, als die Wasserzufuhr. Da mir eine ausführliche Behandlung des ganzen Problems fern lag, es mir nur auf die prinzipielle Auffassung ankam, so habe ich auch bei den Weiden die Frage nicht weiter verfolgt, unter welchen Bedingungen das Austreiben der Knospen geschieht. Nur müßte man nach meiner Meinung die Versuche so einrichten, daß auch an der unverletzten Pflanze die Entfaltung irgend einer beliebigen Knospe durch einen äußeren Reiz herbeigeführt wird.

Für die Bedeutung des Wassers in dieser Beziehung bei manchen Pflanzen spricht noch eine Reihe Tatsachen. Ich erinnere an die Beobachtung Wakkers (1885, S. 90), nach der die Blattknospen von Bryophyllum calycinum durch Eintauchen in Wasser zur Entfaltung angeregt wurden. Ebenso hat Goebel (1902, S. 393) die Entwickelung der Blattknospen von Aneimia rotundifolia durch Eintauchen in Wasser oder durch sehr feuchte Luft herbeigeführt. Ganz sicher ist es vor allem die Feuchtigkeit, welche in dem von Goebel erwähnten Fall von Cardamine pratensis die Knospenbildung an unverletzten Pflanzen bewirkt hat. Ich habe mit der Pflanze Versuche mitten im Sommer bei hellem Licht, aber sehr feuchter Luft, ebenso im Winter bei mäßigem Licht und feuchter Luft angestellt. Die schon früh angelegten Knospen an der Basis der Fiederblättchen entwickelten sich ohne Spur einer Verletzung oder einer Störung.

Digitized by Google

Die Sommerpflanzen hatten Blätter von einer Größe gebildet, wie sie in der freien Natur nicht zu beobachten sind. Der Grund für das Austreiben der Knospen an ausgewachsenen Blättern liegt in der Herabsetzung der Transpiration, infolgederen die Blätter reichlich mit Wasser versehen sind. Dazu kommt noch bei jüngeren Blättern die wichtige Nahrungskorrelation zwischen Knospenbildung und Wachstum. Solange die Blätter in hellem Licht, das allerdings auch stets Transpiration bewirkt, wachsen, tritt die Knospenbildung nicht ein; sie erscheint, wenn das Wachstum abnimmt, wobei immer schwer zu entscheiden ist, was das primäre ist. In schwachem Licht und bei einer um so geringeren Transpiration in feuchter Luft kann die Knospenbildung sehr früh den Vorrang gewinnen; schon kleine Fiederblätter zeigen den Prozeß. Ihre Abtrennung, durch die das etwa noch vorhandene Wachstum gehemmt wird, verbunden mit dem Aufenthalt in feuchter Luft muß das Gleiche bewirken, wie die Versuche mit ganzen Pflanzen. Ob die Resultate der Goebelschen Versuche an Bryophyllum crenatum sich auch durch eine reichliche Durchtränkung der Blätter mit Wasser und der durch Hemmung des Wachstums freiwerdenden Nährstoffmengen erklären lassen, oder ob hier noch andere Faktoren mitwirken, darüber läßt sich ohne neue Versuche eine Entscheidung nicht fällen.

Die Bedeutung des Wassers für die Wurzelbildung geht noch aus anderen Tatsachen hervor, die zugleich ein Licht auf die inneren Bedingungen werfen. Es ist eine allbekannte Erscheinung, daß die verschiedensten Pflanzen, namentlich solche, die an feuchten Standorten leben, leicht Wurzeln bilden, häufig nur an oder in der Nähe der Blattknoten. Es genügt dazu die Berührung mit Wasser oder auch feuchte Luft, wenn der hemmende Lichteinfluß beseitigt oder wenigstens eingeschränkt ist. Irgend eine Verletzung, eine Abtrennung oder sonstige Störung ist, wie bei den Weidenzweigen, unnötig. In vielen solchen Fällen, so z. B. bei Veronica anagallis, beccabunga u. s. w., sind die Wurzeln bereits angelegt. Diese Anlage geschieht auf Grund innerer Bedingungen, die bei der Entwickelung wirksam werden und uns nicht näher bekannt

Digitized by Google

sind. Ganz ebenso verhält es sich mit kriechenden Ausläufern, z. B. von Glechoma, Ajuga, während die orthotropen, blühenden Triebe keine Wurzelanlagen besitzen (vergl. darüber Maige 1900, S. 266—267).

Durch längere Kultur in sehr feuchter Luft werden aber auch in diesen Trieben die inneren Bedingungen verwirklicht, welche zur Neubildung von Wurzelanlagen führen. Einmal treten sie auf mit der Metamorphose des Blütentriebes in einen Ausläufer; aber das ist nicht durchaus notwendig, da selbst ältere Knoten des Blütentriebes noch zur Wurzelbildung veranlaßt werden können. Ebenso kann man auch ohne Metamorphose an den Inflorescenzen von Veronica anagallis, die noch in Verbindung mit dem Stengel stehen, Wurzelbildung durch Wasser hervorrufen. Das geschieht um so leichter, wenn infolge geringer Lichtintensität die Blütenbildung beschränkt ist. So spielen korrelative Beziehungen häufig eine große Rolle für die Anlage der Wurzeln wie der Knospen; doch kann man diese Beziehungen durch direkte äußere Einflüsse befördern oder beseitigen.

Beobachtungen wie Ueberlegungen führen mich nach der vorhin gegebenen Darstellung zu folgender Auffassung über die Regeneration durch Ersatzbildungen. Wenn durch eine Verletzung oder eine Abtrennung Wurzeln oder Knospen sich entfalten oder direkt neugebildet werden, so geschieht es deshalb, weil durch die Abtrennung gerade diejenigen Bedingungen geschaffen werden, die an und für sich unter allen Umständen die betreffenden Bildungsprozesse herbeiführen müssen. Diese Bedingungen können verschiedenartig je nach den Organen, je nach den Spezies sein. Nehme ich einen relativ einfachen Fall, wie den der Wurzelbildung an einem Steckling, so erfolgt sie an seinem basalen Ende, weil hier durch die Berührung mit feuchter Erde, die Abwesenheit des hemmenden Lichtes, ferner durch den Aufenthalt des ganzen Stecklings in feuchter Luft die notwendige Wasseransammlung stattfindet. Ich kann aber den gleichen Erfolg ohne Verletzung erreichen, wenn ich die gleiche Wasseransammlung durch andere Mittel bewirke. Die Regenerationserscheinungen

Digitized by Google

weisen durchaus nicht auf eine geheimnisvolle, nur teleologisch verständliche Eigenschaft der Pflanze hin, die in ihrer Ganzheit bedrohte Einheit wiederherzustellen. Sie stellen vielmehr spezielle Fälle vor, in denen die allgemeine Eigenschaft sich ausdrückt, die in der Struktur der Art liegenden Entwickelungsmöglichkeiten unter bestimmten Bedingungen verwirklichen zu müssen. Es bieten sich zwei gangbare Wege dar, solche Vorgänge der Regeneration zu erforschen. Man sucht einmal die Veränderungen zu erkennen, welche infolge der Verletzung oder der Abtrennung von Organen entstehen, zweitens die allgemeinen Bedingungen für die betreffende Organbildung überhaupt festzustellen. Ihre Kenntnis wird gestatten, dann den Bildungsprozeß auch ohne Abtrennung herbeizuführen.

Unter den Bedingungen, welche in den Stecklingen nach ihrer Abtrennung auf die Organbildung Einfluß haben, bedarf die von Vöchting entdeckte Polarität einer besonderen Besprechung. Sie kommt für die Wurzelbildung an unverletzten Weidenstengeln nicht wesentlich in Betracht, unzweifelhaft aber an Stecklingen. Diese Polarität erfordert eine Erklärung — eine Aufgabe, die vorläufig nicht zu lösen ist. Vöchting (1878, z. B. S. 82) selbst spricht mehrfach von einer Kraft, deren Bestreben dahin gerichtet ist, an der Spitze der Zweigstücke Triebe, an der Basis Wurzeln zu bilden. Unter Kraft versteht Vöchting nichts anderes, als eine Wachstumsbedingung, die nicht weiter bekannt ist, von der nur behauptet wird, daß sie erblich konstant ist (vergl. auch 1884, S. 193). Da der Ausdruck Kraft sehr mißverständlich ist, so kann man vielleicht besser mit Sachs von einer durch die Entwickelung gegebenen Disposition reden. Es ist schon vielfach versucht worden, Ausnahmen von der Regel aufzufinden, und ein bekanntes Beispiel ist dafür die polar differenzierte Alge Bryopsis. Noll (1888) und Winkler (1900) haben die Umwandlung des Sproßpoles in einen Wurzelpol und die des letzteren in den ersteren beobachtet. Bei stärkerer Lichtintensität entsteht aus einer Spitze ein Sproßpol, bei schwächerer oder im Dunkeln ein Wurzelpol (Winkler l. c., S. 465). Indessen

Digitized by Google

scheint auch bei Bryopsis die Sache nicht ganz so einfach zu liegen. Denn wie Noll neuerdings (1900, S. 447) bemerkt, zeigt immer nur ein Teil der Pflanzen die Umkehrung, andere nicht, und das Vorhandensein einer gewissen polaren Disposition läßt sich häufig erkennen. Wahrscheinlich würde nach Noll erst bei längerer Dauer der inversen Lage die innere Disposition ganz zu überwinden sein. Unter Phanerogamen hat man bisher am häufigsten eine Umkehrung der Polarität bei Kompositenwurzeln, besonders von Taraxacum officinale beobachtet. Wakker, Wiesner, Goebel, Küster (vergl. die Litteratur bei Küster [1903, S. 170]) haben teils gelegentlich, teils infolge Verhinderung der Knospenbildung am normalen basalen Ende, den Prozeß auch am apikalen erhalten. Bei solchen Wurzeln erscheinen die Knospen als Neubildungen, die aus dem Callus hervorgehen. Die Callusbildung selbst ist in ihrem Auftreten von der Polarität beeinflußt, wenn sich auch bei den meisten Holzpflanzen nach Küster (l. c., S. 170) ein deutlicher Unterschied zwischen basalem und apikalem Pol nicht nachweisen läßt. Auch meine Versuche mit Weiden können die Frage nach den Ursachen der Polarität nicht lösen. Sie zeigen, daß diese Polarität für die Wurzelbildung nicht notwendig ist, ferner, daß sie in sehr feuchter warmer Luft bei Arten wie vitellina u. a. nur darin besteht, den an der Basis befindlichen Wurzelanlagen einen gewissen Vorsprung zu geben. Dieser Vorsprung kann völlig beseitigt werden durch Erleichterung der Wasserzufuhr oder durch Temperatur. Aber die Disposition ist und bleibt doch vorhanden; man kann nicht einsehen, auf welchen Gründen sie beruht. Man kann wohl sagen, der Unterschied zwischen basalem und apikalem Ende beziehe sich auf die Leitung der Stoffe resp. des Wassers, ohne daß aber damit das Problem erklärt ist. Aber dieser Unterschied darf auch nicht überschätzt werden, was dann geschieht, wenn man von einer „inhärenten erblichen Eigenschaft" des Organismus redet. Es liegt keine Veranlassung dazu vor, diese Eigenschaft in die spezifische Struktur zu verlegen. Da es sich um bestimmte physiologische Prozesse handelt, die infolge der anatomischen

Digitized by Google

Differenzierung am basalen Ende anders verlaufen als am apikalen, und da alle solche Prozesse durch ihren Zusammenhang mit der Außenwelt veränderlich sind, so ist es in hohem Grade wahrscheinlich, daß jede Polarität umkehrbar ist, ebenso wie die damit zusammenfallende „Verticibasalität" (s. S. 87). Sehr viel schwieriger wird die Frage zu entscheiden sein, ob es bei den Phanerogamen gelingen wird, durch vorhergehende Aenderungen der Entwickelung die innere Disposition ganz zu beseitigen oder umzukehren.

Die Erfahrungen an den Vorgängen der Regeneration erlauben nun auch ein Urteil über die Stecklingsmethode überhaupt. Hat ein Stengelsteckling Wurzeln gebildet, so ist er ganz selbständig geworden. Besitzt er den ursprünglichen Vegetationspunkt, so wächst dieser in der bisherigen Weise fort, während bei dem Verlust von diesem andere seitliche Vegetationspunkte die Entwickelung fortsetzen. Um den Einfluß der Stecklingsmethode genauer zu prüfen, habe ich in den beiden letzten Sommern Stecklinge von allen möglichen krautartigen Pflanzen, besonders gern abgeschnittene, blühende Triebe kultiviert. Sie befanden sich in einem innerhalb der ersten Wochen warmen Mistbeet und blieben darin bis in den Herbst unter Glas, bei hellem Licht und relativ feuchter Luft. Die Schnelligkeit, mit der Stecklinge Wurzeln bilden, hängt von spezifischen Eigenschaften ab. In wenigen Tagen erscheinen die häufig schon vorher angelegten Wurzeln bei Veronica anagallis, Myosotis palustris, Gratiola officinalis; eine Woche ungefähr brauchen die bereits mit Blütenknospen versehenen Triebe von Lythrum salicaria, Epilobium hirsutum, Lysimachia vulgaris, Lopezia coronata. In 14 Tagen bis 3 Wochen erscheinen die Wurzeln bei Linum usitatissimum, Polygonum fagopyrum, Coreopsis tinctoria, erst nach ca. 4 Wochen oder noch später bei Linaria vulgaris, Sedum spectabilis, Solidago virga-aurea u. s. w.

Bei den schnell wurzelnden Stecklingen erfährt das Blühen keine Unterbrechung. Die Inflorescenzen fangen wieder an zu wachsen und zu blühen. Selbst bei Pflanzen, wie Veronica longifolia, deren Triebe mit der endständigen Inflorescenz im Sommer sich sehr schwer bewurzeln, beginnt nach einiger Zeit

Digitized by Google

auch ohne Wurzeln das Blühen, weil ihr Wasserbedürfnis relativ gering ist. Bei anderen Pflanzen kann in der Zeit ohne Wurzeln die Blütenbildung aufgehalten werden, die Knospen können abfallen, wie z. B. bei Inflorescenzstecklingen von Oenothera biennis. Aber allgemein bei diesen verschiedenartigen Pflanzen hat die Kultur aus Stecklingen keine irgendwie merkbaren, morphologischen Veränderungen herbeigeführt. Nur nahmen die Internodien, die Blätter diejenige Form an, die der Kombination von Licht, Feuchtigkeit etc. entsprach. Nie wurde bei solchen Pflanzen bloss durch Benutzung eines Stecklings irgend eine Metamorphose von Organen herbeigeführt. Wenn ich z. B. Stecklinge von Veronica chamaedrys, die ich für die Metamorphose der Inflorescenz so viel benutzte, in einem Mistbeet hell kultivierte, so bildeten sich die jungen Inflorescenzen normal aus, blühten wie draußen im Freien.

Die Bedeutung der Stecklingskultur liegt einmal darin, bequemes Versuchsmaterial in bescheidenen Größen zu geben; ferner kann man auf solche Pflanzen den Einfluß äußerer Bedingungen, Feuchtigkeit, Licht etc. viel direkter einwirken lassen. Die Aufnahme des Wassers, der Nährsalze aus dem Boden geschieht viel unmittelbarer; man kann direkt die Stecklinge in Nährlösungen verschiedener Konzentration setzen u. s. f. Die Metamorphose der Organe hat aber unmittelbar mit der Regeneration der Stecklinge nichts zu tun; dazu müssen die Bedingungen in bestimmter Weise verändert werden.

Mit den Vorgängen der Regeneration steht in engerer Beziehung die Methode, die Goebel u. a. für Herbeiführung von Metamorphosen vielfach angewendet hat und die auch ich benutzt habe, wobei durch Wegschneiden von Knospen oder Blättern der Nahrungsstrom nach bestimmten Stellen, z. B. jungen Organen, gelenkt wird (s. S. 64). Wie es nun vor sich geht, daß auf diesem Wege z. B. die jungen Anlagen von Knospenschuppen in Laubblätter (Goebel) umgewandelt werden, wissen wir nicht. Wenn Driesch[1]) (1901, S. 118) sagt, daß

1) Ein sehr großes Gewicht legt Driesch (1901, S. 117) auf die stärkefreien Kartoffelknollen, die Vöchting an vergeilten Laubtrieben im Dunkeln be-

Digitized by Google

der Nahrungssaft den Bildungsprozeß nicht auslöse, so kann er damit recht haben; wir wissen nichts Genaueres darüber. Was wir Nahrungssaft nennen, ist ein Gemisch aller möglichen Substanzen von verschiedener Qualität und Quantität, deren Wirkungen wir überhaupt gar nicht beurteilen können. Dazu kommt, daß immer noch andere Bedingungen mitwirken müssen, wie die Wasserzufuhr, die Feuchtigkeit der Luft, das Licht. Welcher nun unter allen diesen Bedingungen die Rolle des formativen Reizes zuzuschreiben ist, weiß man nicht. Aber es liegt, bevor wir nicht alle diese Bedingungen genauer prüfen, gar kein Grund vor, ein unbekanntes teleologisches Prinzip anzunehmen. Von großer Wichtigkeit ist jedenfalls die Tatsache, daß zwar die Lenkung des Nahrungsstromes durch Wegnahme von Teilen ein sehr wertvolles Hilfsmittel, aber für den Prozeß der Metamorphose nicht durchaus notwendig ist; man vergleiche die Angaben über Veronica chamaedrys (s. S. 72).

Die Wegnahme gewisser Teile von einem einheitlichen Pflanzenindividuum verändert unstreitig die korrelativen Beziehungen im Innern. In ihrer Unkenntnis liegt eine Hauptschwierigkeit für das Verständnis aller Versuche, die sich mit Formbildungsprozessen beschäftigen; jedenfalls bietet sich hier eine schwierige Aufgabe der Forschung dar. Wir können z. B. fragen, was bedeuten die Wurzeln im Leben der Pflanze? Haben sie nur die Rolle, der Pflanze das Wasser, die Nährsalze zuzuführen und sie mechanisch zu befestigen oder gehen von ihnen noch andere geheimnisvolle Wirkungen aus? Darüber können nur Versuche entscheiden, in denen das Wurzelsystem ausgeschaltet wird. Die ersten Versuche solcher Art finden sich in einem merkwürdigen Werke, das anomym 1768 über die

obachtet hat (s. S. 91). Diese Beobachtungen sollen die Auffassung der Stoffe eines Saftstromes als „Reize" zu einer im höchsten Grade unwahrscheinlichen Sache machen. Aber eine nähere Ueberlegung zeigt, daß zu einer solchen Folgerung keine Berechtigung vorliegt. Denn die Stärkebildung hängt von der Konzentration des zugeführten Zuckers ab. Der Saftstrom könnte vollständig ausreichen für die Anlage und das Wachstum der Knollen, aber sein Zuckergehalt könnte nicht für die Stärkebildung genügen. Oder es fehlt irgend eine andere Bedingung für den Prozeß, die mit der Knollenbildung direkt nichts zu tun hat.

Digitized by Google

Hyacinthen erschienen und sehr bald der Vergessenheit anheimgefallen ist, obwohl es eine Menge vortrefflicher Beobachtungen enthält. Nach einem Briefe Burmanns an Linné (Epist. Linn. edit. van Hall 1830, S. 90) ist der Verfasser ein Marquis de Saint Simon. Bei der Besprechung erwähnt der Verfasser als sehr bekannte Tatsache, daß verschiedene Knollen- und Zwiebelgewächse, z. B. Colchicum autumnale, Crocus autumnalis etc. normale Blüten treiben ohne Wurzeln. Nun versuchte er es auch bei der Hyacinthe, bei der nach den gärtnerischen Erfahrungen (bis zur heutigen Zeit) ein gut entwickeltes Wurzelsystem als eine wesentliche Bedingung für das Blühen angesehen wird. Es gelang dem Verfasser aber auch, Hyacinthen ohne jede Wurzel zur normalen Blüte zu bringen. Ich habe die Versuche mit der sog. römischen Hyacinthe (H. orientalis f. albulus, Romaine blanche) wiederholt. Ich kultivierte eine Anzahl im Winter 1901/02 ohne Wurzeln in feuchtem Sand bei gleichmäßiger niederer Temperatur und im Dunkeln; sie entwickelten sich zu reichlich blühenden Inflorescenzen neben den vergeilten Blättern.

Diese Beobachtungen, die sich gewiß sehr leicht bei zahlreichen anderen Knollen- und Zwiebelgewächsen wiederholen und bestätigen lassen, beweisen wenigstens so viel, daß die ganze komplizierte Entfaltung von Inflorescenzen und Blättern ohne Zusammenhang mit einem Wurzelsystem erfolgen kann. Es genügt dazu, auf anderem Wege für das nötige Wasser zu sorgen, im Fall daß das bereits aufgespeicherte nicht ausreichen sollte. Die Nährsalze spielen dabei nach meinen Versuchen mit Hyacinthen eine geringe Rolle.

Die Korrelationen zwischen Sproß und Wurzel sind in neuerer Zeit von Kny (1894, S. 265) untersucht worden. Er entfernte bei Keimlingen von Zea Mays, Vicia Faba teils den Sproß, teils die Wurzel und bestimmte nach einiger Zeit das Gesamtwachstum wie das Gewicht der ohne das andere Hauptorgan gewachsenen Wurzeln resp. Sprosse. Die Resultate zeigten im Vergleich zu den Kontrollpflanzen keine wesentlichen Abweichungen, und Kny (l. c. S. 279) schließt daraus, daß das Wachstum der Wurzeln und der Sprosse in einem

Digitized by Google

hohen Grade voneinander unabhängig ist. Gleiche Versuche wurden mit Weidenstecklingen ausgeführt, bei denen aber die Wegnahme der Wurzeln resp. der Sprosse auf das Wachstum der übrigbleibenden Organe einen gewissen verzögernden Einfluß ausübt; dieser Einfluß macht sich bei den Wurzeln eher bemerkbar als bei den Sprossen. In einer späteren Arbeit (1901, S. 613) hat Kny entsprechende Versuche mit Stecklingen von Ampelopsis quinquefolia beschrieben. Die Resultate stimmten mit den früheren bei Weidenstecklingen überein, nur daß die Verminderung des Wachstums sich zuerst an den Sprossen zeigte, die ohne Wurzeln wuchsen. Der Unterschied zwischen Keimlingen und Stecklingen beruhte vielleicht nur darauf, daß die ersteren sämtliche Nährstoffe in genügender Menge durch die Cotyledonen erhielten, während bei den Stecklingen, die nicht so reich an aufgespeicherten Stoffen waren und mehr Wasser beanspruchten, eben die Zufuhr dieser Substanzen, ohne assimilierende Sprosse resp. ohne Wasser aufnehmende Organe, nicht völlig ausreichte. Den ersten Versuchen Knys gegenüber hat Hering (1896) eingewendet, daß nach dem Abschneiden des Sprosses zuerst eine Wachstumsverzögerung der Wurzel erfolgt, was als Folge des Wundreizes verständlich ist, ohne die Beweiskraft der Knyschen Versuche zu schwächen (Kny 1901, S. 614). Wichtiger sind die Versuche Herings, in denen er nach der Pfefferschen Methode teils den Sproß, teils die Wurzel von Keimlingen eingipste. Dann trat immer eine deutliche Wachstumshemmung des frei wachsenden Organes ein. Da durch den Gipsverband ein dauernder mechanischer Reiz ausgeübt wird, der die Zellen nach den Untersuchungen Pfeffers (vergl. 1901, S. 144) zu Gegenreaktionen, z. B. zu Veränderungen der Turgescenz veranlaßt, so können damit Aenderungen des Stoffwechsels verbunden sein, die, unmittelbar oder durch die Cotyledonen vermittelt, das Wachstum der Wurzeln resp. der Sprosse beeinflussen. Solche Aenderungen bewegen sich ganz in dem Rahmen der Ernährungskorrelationen, die zwischen Sproß und Wurzel doch sicher bestehen. Für unsere Aufgabe liegt der Nachdruck auf der Beantwortung der Frage, ob es bei Pflanzen möglich ist,

Digitized by Google

solche Ernährungsbeziehungen der einzelnen Organe zu unterbrechen oder durch andere Mittel zu ersetzen, ohne wesentliche Aenderung der Form. Die Versuche von Saint Simon und von mir an Hyacinthen, diejenigen von Kny an Keimlingen und Stecklingen zeigen, daß es möglich ist.

Wenn man einmal von der Voraussetzung ausgeht, daß die Korrelationen zwischen den Organen hauptsächlich die Verhältnisse der Ernährung betreffen, so wird man zu der allgemeinen Frage geführt, ob sie sich nicht durch andere äußere Mittel ersetzen lassen und ob es nicht auf diese Weise gelingt, die einzelnen Organe für sich allein zur Entwickelung zu bringen. Von solchen Gedanken ausgehend, habe ich verschiedene Versuche angestellt, und einige haben bis zu einem gewissen Grad die Richtigkeit des Gedankens erwiesen. Die Inflorescenzen von Veronica anagallis ließen sich bisher nur in sehr jugendlichem Zustande zur vegetativen Metamorphose bringen; die älteren bewahrten ihren Charakter anscheinend sehr fest. Läßt man einige Inflorescenzen eine Zeit lang kräftig erstarken, durch Wegschneiden anderer, sowie der Gipfel- und Seitenknospen, ferner durch die Unterdrückung der Blütenentfaltung in mäßigem Licht, so bilden sie nach der Abtrennung leicht Wurzeln. Solche bewurzelten Inflorescenzen wurden im Sommer 1902 unter verschiedenen Bedingungen kultiviert. In sehr feuchter Luft, bei nicht zu hellem Licht, entstehen aus den Achseln der Hochblätter eine Menge Blattknospen (s. S. 78), während die Spitze weiter wächst und Blüten bildet. Eine Inflorescenz, die im Mistbeet unter Glas möglichst hell, dabei auch feucht kultiviert wurde, wuchs ohne irgend eine auffallende Veränderung ihrer morphologischen Eigenschaften weiter und blüte ganz normal. Sie blüte von Juli bis Anfang November, wo sie beim Versetzen zu Grunde ging. Die Figur 28 stellt diese Inflorescenz verkleinert am Ende Oktober dar; sie hatte eine Länge von 33 cm erreicht, während die gewöhnlichen Inflorescenzen an Kulturen des Gartens im Maximum eine Länge von 14 cm besaßen. Im Herbst 1902 habe ich die gleichen Versuche wiederholt und mehrere Inflorescenzen nach der Bewurzelung weiter

Digitized by Google

Figur 28. Veronica anagallis. $^{5}/_{6}$ nat. Gr.

Eine bewurzelte Inflorescenz für sich kultiviert seit 13. Juli 1902, im Mistbeet hell und mäßig feucht. Am 20. Oktober 1902 gez.

Digitized by Google

kultiviert. Das kräftigste Exemplar hat bis jetzt eine Länge von 82 cm erreicht. Infolge der feuchten Luft des Gewächshauses, des mäßigen Lichtes im Winter waren die Hochblätter größer wie an den Sommerexemplaren; hie und da trat auch ein vegetativer Seitentrieb hervor, die Blütenknospen wurden zwar stets gebildet, entfalteten sich aber nicht. Erst am Anfang Februar öffneten sich einige Blüten; der Fruchtknoten entwickelte sich, obwohl die Blumenkrone noch ganz klein und weiß war.

Nach diesen Beobachtungen kann also ein anscheinend unselbständiger Teil eines Ganzen, eine Inflorescenz, sobald sie nur mit Wurzeln, die Wasser und Nährsalze aufnehmen, versehen ist, selbständig fortwachsen, ohne irgendwie in ihren wesentlichen morphologischen Charakteren geändert zu werden. Das gesamte Sproßsystem mit seinen Blättern, Zweigen und anderen Inflorescenzen ist ausgeschaltet worden, ohne die Natur des sonst von ihm abhängigen Teiles zu verändern. Daraus muss man schließen, daß im normalen Verbande die Inflorescenz, wenn sie einmal angelegt ist, von der Gesamtheit des Sproßsystems wesentlich nur in ihrer Ernährung abhängt. Die Ernährungskorrelationen, die zwischen ihr und den anderen Teilen des Sproßsystems bestehen, bedingen, daß ihr nur eine relativ kurze Zeit die genügende Nahrung zugeführt wird. Indem andere Inflorescenzen, neue Seitensproße entstehen, muß die einzelne Inflorescenz bald mit ihrer Blütenbildung aufhören; sie ist zu einem begrenzten Wachstum verurteilt und stirbt, nachdem die Früchte ihr noch die letzte Nahrung entzogen haben, ab. Alle diese Vorgänge liegen nicht in der inneren Natur des Organs begründet, sondern beruhen nur auf äußeren Bedingungen, d. h. hier auf den vom Sproßsystem ausgehenden Einflüssen. Selbständig geworden, ernährt sich die Inflorescenz teils durch ihre eigenen Wurzeln, teils durch ihre Hochblätter, die im Sommer von den gewöhnlichen sich nicht unterscheiden, im Winter größer und länger werden im Zusammenhang mit den herrschenden äußeren Bedingungen. Diese Erfahrungen an den Inflorescenzen von V. anagallis müssen zu weiteren Versuchen antreiben, um auch andere Teile selbständig und

Digitized by Google

entwickelungsfähig zu machen, ohne Aenderungen des morphologischen Charakters. Vielleicht werden gerade Blätter dazu am geeignetsten sein. Nach Mer (1879, S. 18) gelingt es, abgeschnittene Blätter von Hedera helix nach ihrer Bewurzelung jahrelang am Leben zu erhalten, wobei einige Aenderungen des Gefäßbündelsystems beobachtet wurden (vergl. auch Küster 1903, S. 146). Ein ausgesprochenes Wachstum solcher Blätter konnte nicht festgestellt werden. Aber auch dieses kann an isolierten Blättern vor sich gehen, wie ich es für Cardamine pratensis nachweisen konnte. Junge Blätter von 20 mm Länge wuchsen im Winter, in feuchten Sand gesteckt, bis auf mehr als das Vierfache ihrer Länge (90 mm). Das Wachstum hörte dann auf, weil unter den Bedingungen des Versuchs die früh angelegten Blattknospen sich entwickelten und das Blattwachstum hemmten (s. S. 108). Aber es wird nur auf eingehendere Versuche ankommen, die geeigneten Pflanzen für das selbständige Wachstum der Blätter aufzufinden.

Das selbständige Verhalten eines sonst vom Ganzen abhängigen Teiles, wie der Inflorescenz, führt zu dem interessanten, viel umstrittenen Problem, wie die Einheit, als welche der Organismus uns erscheint, zustande kommt. In seinem berühmten Werke (1839) über die Zellentheorie hat Schwann die beiden möglichen Antworten auf diese Frage ausführlich erörtert. Sie entsprechen den beiden gegensätzlichen Anschauungen über die im Organismus tätigen Kräfte. Man kann die eine Anschauung als die physikalische (Schwann) oder die kausale, die andere als die teleologische oder vitalistische bezeichnen. Schwann verteidigte die kausale Auffassung; sie wird mehr oder minder bewußt von den meisten Naturforschern vertreten. Nach dieser Auffassung entsteht die Einheit durch das gesetzmäßige Zusammenwirken der einzelnen Teile, von denen jeder bestimmte, chemische und physikalische Wirkungen auf die anderen ausübt, sowie solche von ihnen empfängt. Ein Individuum besteht durch die Wechselwirkungen seiner einzelnen, relativ selbständigen Glieder, ebenso wie jedes von diesen sich wieder aus kleineren Teilen zusammensetzt. Nach der vitalistischen Auffassung liegt der Grund für die Einheit eines aus

Digitized by Google

verschiedenen Teilen bestehenden Ganzen in irgend einer Centralkraft oder einem Prinzip, das wir nicht begreifen können, sondern nur nach Analogie des menschlichen Willens als den Zweck des Ganzen annehmen. Dieser Zweck ist es, der den Zusammenhang der einzelnen, für sich unselbständigen Teile bedingt, sie zu einer Einheit verknüpft. Diese vitalistische Auffassung hat seit Aristoteles sehr lange die Biologie beherrscht und hat auch heute noch Vertreter unter den Naturforschern.

Aus der Einleitung, wie aus den weiteren Darlegungen geht deutlich hervor, daß ich die kausale Auffassung vertrete. Sie hat mich beständig geleitet, solche Fragen aufzusuchen, die mit unseren heutigen Mitteln überhaupt zu prüfen sind. Alle die Beobachtungen über die Veränderungen des Entwickelungsganges, die Metamorphosen, die Regenerationserscheinungen stützen diese Auffassung; einen großen Wert lege ich dafür auf die Selbständigkeit der Inflorescenz. Unter den Forschern, die die kausale Auffassung der Pflanze sehr gefördert haben, ist vor allen de Vries zu nennen. In einer anregenden Schrift von de Vries über die Pangenesis (1889) ist der Grundgedanke: den Charakter einer Art aus der Zusammensetzung einzelner, selbständiger, erblicher Einheiten zu erklären, die bei den verschiedenen Arten in verschiedenen Kombinationen gemischt sind. Ganz ebenso sind die Organe eines Individuums aus einzelnen solcher Merkmale zusammengesetzt. Dieser Gedanke wird durch die Tatsache gestützt, daß jedes Merkmal für sich variieren kann. Aber noch fruchtbarer erweist sich die Auffassung in der Lehre von der Bastardierung. Bei ihr zeigt sich die auffallendste Selbständigkeit der Merkmale, wie zuerst durch die jetzt so berühmten Untersuchungen von Mendel nachgewiesen worden ist. Die Forschungen von de Vries, Correns, Tschermak bringen weiteres Beobachtungsmaterial für die Lösung des Problems. In seinem neuesten Werk sagt de Vries (1903, S. 462) von den Bastardierungen: „Nirgendwo tritt so klar wie hier das Bild der Art gegenüber seiner Zusammensetzung aus selbstständigen Faktoren in den Hintergrund."

Digitized by Google

De Vries denkt sich die Einheiten an distinkte, stoffliche Träger gebunden, die er Pangene nennt. Aber in den Ueberlegungen von de Vries wird ein entscheidender Punkt nicht berücksichtigt. Die Frage: was heißt selbständig? wird von ihm nicht gestellt. Es ist im Prinzip wenig maßgebend, ob ich ein Merkmal als Fähigkeit eines einzelnen Pangenes oder allgemein als Potenz irgend einer Struktur annehme. Aber entscheidend ist seine Abhängigkeit von bestimmten Bedingungen. Selbständig sein, heißt in solchen Fällen nach meiner Ansicht, nur unter gewissen für das Merkmal charakteristischen Bedingungen verwirklicht zu werden. Je nach diesen Bedingungen kann ein solches Merkmal aktiv, in verschiedenem Grade ausgebildet oder latent sein. Vielleicht kann in einer späteren Zeit die ganze Bastardlehre auf eine neue Grundlage gebracht werden, wenn man einmal imstande sein wird, die physiologischen Bedingungen für jedes Merkmal festzustellen, wenn man in den zu bastardierenden Eltern durch die vorhergehende Kultur willkürlich gewisse Merkmale aktiv, andere latent machen kann.

In der Morphologie haben wir es zunächst nicht mit einzelnen Merkmalen zu tun, sondern mit Teilen, den Gliedern oder Organen, die aus zahlreichen Merkmalen zusammengesetzt sind. Jedes solcher Organe ist in obigem Sinne selbständig, und für sie kann man bereits die nötige Konsequenz ziehen, sie auch tatsächlich selbständig zu machen, indem man ihnen auf andere Weise die Bedingungen verschafft, die sie sonst von den anderen Teilen der Einheit erhalten.

Die Glieder einer Pflanze bestehen selbst wieder aus verschiedenartigen Geweben und Zellen, deren relative Selbständigkeit bereits Schwann (1839, S. 228) als Stütze der kausalen Auffassung hervorgehoben hat. Besonders die pathologischen Veränderungen der Zellen weisen, wie Küster (1903, S. 285) betont, auf die Selbständigkeit der einzelnen Teilprozesse hin, da unter Umständen Zellhautwachstum, Zellteilung, Kernteilung u. s. w. unabhängig voneinander auftreten können. Man kann sich zwei Wege denken, auf denen die Frage zu untersuchen ist. Jede Zelle besteht aus gewissen

Digitized by Google

Elementarteilen, unter denen die Zellkerne und Chlorophyllkörper (Chromatophoren) besonders hervortreten; bei ihnen wird es sich darum handeln, sie wirklich selbständig leben zu lassen. Bisher ist der Versuch nicht gelungen, weil wir die Bedingungen in der Umgebung dieser Organe noch nicht durch andere Mittel ersetzen können. Aber es ist wohl berechtigt, auf das spätere Gelingen solcher Versuche zu hoffen. Abgesehen davon, kann man zunächst ohne Rücksicht auf die formale Differenzierung die Bedingungen der verschiedenen Tätigkeiten einer Zelle untersuchen. In einer früheren Arbeit (1887, S. 549) stellte ich fest, daß man bei Algenzellen die einzelnen Zellprozesse voneinander sondern kann, weil diese ein verschiedenes Verhalten gegenüber dem gleichen äußeren Faktor, der Konzentration einer Zuckerlösung, zeigen. Bis zu 10 % Rohrzucker finden alle Lebensprozesse statt; von 16 % verschwindet die Teilung, während Wachstum und Zellhautbildung noch stattfinden. Bei 30 % hören diese Prozesse auf, aber die Zelle lebt dabei ruhig weiter und ist noch imstande, bei 40 % Zucker Stärke zu bilden, während bei 50 % vielleicht nur noch die Atmung vor sich geht. Wir können, wie ich damals mich ausdrückte, „die physiologische Einheit, als welche eine lebende Zelle uns entgegentritt, zerlegen in die sie zusammensetzenden Teile". Bei diesen Versuchen ist es wesentlich der osmotische Druck, dem gegenüber die Zellprozesse ein abweichendes Verhalten zeigen. Aber das Gleiche wird für das Verhältnis zu anderen Bedingungen, wie Temperatur, Sauerstoff, Nahrung u. s. w. gelten. Die weitere Aufgabe besteht in der methodischen Untersuchung der für jeden Zellprozeß charakteristischen Bedingungen; ihre Kenntnis wird dann ebenso gestatten, die Zellprozesse in verschiedener Reihenfolge aufeinander folgen zu lassen, sie einzeln auszuschließen, wie es bei den verschiedenen Vorgängen der Gesamtentwickelung bereits in so hohem Grade gelungen ist. Aber wir müssen noch tiefer eindringen. Das, was wir als Wachstum, Teilung, Zoosporenbildung etc. bezeichnen, besteht tatsächlich wieder aus zahlreichen Teilprozessen; für sie gilt das Gleiche, d. h. die Aufgabe, sie wieder in einfachere Vorgänge durch die für diese

Digitized by Google

charakteristischen Bedingungen zu zerlegen, bis wir zu den letzten Elementen vordringen. Diese analytische Methode, die nur die notwendige Konsequenz der kausalen Auffassung eines Organismus ist, eröffnet jedenfalls die weitesten Perspektiven für die Erforschung des Pflanzenlebens.

Man muß sich aber auch der Grenze bewußt bleiben, die dieser analytischen Methode ihrer Art nach gesteckt ist. Sie kann die andere Seite der Frage immer nur hypothetisch oder mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit beantworten, wie aus den einfacheren oder komplizierteren Teilen die Einheit zustande kommt. Die Synthese der Einheit einer Zelle, eines Gewebes, eines Gliedes oder eines Individuums wird immer eine nie völlig lösbare Aufgabe bleiben, solange es nicht gelingt, sie selbst herzustellen, im einfachsten Falle eine lebende Zelle künstlich zu erzeugen. Da irgend welche Aussicht dafür nicht vorhanden ist, so kann die kausale Auffassung des Organismus auch nicht als allgemein gültig erwiesen werden. Sie bleibt aber die leitende Maxime, die zu einem immer erneuten Aufsuchen von Methoden führt in das Leben einzugreifen, es beherrschen zu lernen.

Digitized by Google

VI. Ueber die Lebensdauer.

Die Frage nach der Lebensdauer der Pflanzen hat im vorigen Jahrhundert namentlich die älteren Botaniker viel beschäftigt, weil sie mit ihr auch die schwierige Frage nach der Individualität verbanden. Die berühmtesten Forscher, wie de Candolle, Schleiden, Mohl, Naegeli, Al. Braun haben die Frage behandelt und in verschiedenem Sinne beantwortet. Am besten hält man sich wohl an die gewöhnliche Fassung des Begriffes und versteht unter Individuum jede räumlich begrenzte Einheit, die von einem Keim aus sich entwickelt hat und selbständig fortlebt, gleich ob es sich um eine einfache Zellenpflanze, wie Vaucheria, oder um einen aus ungezählten Zellenscharen bestehenden Baum handelt. Im allgemeinen gilt die Erfahrung, daß jedes solches Pflanzenindividuum zeitlich begrenzt ist, mag auch ein Baum mehrere tausend Jahre alt werden. Pyr. de Candolle war einer der ersten, der die Anschauung verteidigte, daß der Tod bei Pflanzen nicht auf inneren, in ihr selbst liegenden Gründen beruhe, sondern wesentlich durch äußere Zufälligkeiten herbeigeführt werde. Er sagt (1832, S. 965): „Ainsi sous quel point de vue qu'on considère l'individu végétal pris en masse, on est forcé de conclure qu'en théorie ce genre d'individus n'a pas un terme defini d'existence et ne peut mourir que de maladie ou d'accident, mais non de vieillesse proprement dite."

Neben den tödlich wirkenden, äußeren Zufälligkeiten schreibt de Candolle mit Recht der Fortpflanzung durch Samen einen wesentlichen Anteil bei dem Absterben mancher Pflanzen zu. Aber schon Mohl (1851, S. 65), der für die Pflanzen

Digitized by Google

mit kriechendem Stamme der Ansicht de Candolles zustimmt, nimmt für die Bäume doch einen besonderen inneren Grund des Todes an „nämlich die mit der Verlängerung des Stammes von Jahr zu Jahr zunehmende Schwierigkeit der vegetierenden Spitze die nötige Menge von Nahrungsstoff zuzuführen.“ Wir werden heute den Grund in etwas anderem suchen, da das Absterben der Bäume gar nicht von den Spitzen ausgeht, sondern vom Stamme selbst. Bei allen Pflanzenindividuen tritt als Folge der inneren Gewebedifferenzierung der Verlust der Wachstumsfähigkeit ein, und diese wird zum Anfang des Todes der betreffenden Gewebe. Dieses Absterben der älteren Teile braucht nicht notwendig den Tod des Individuums herbeizuführen, wenn dieses beständig alle Organe neu zu bilden vermag. Aber bei allen solchen Pflanzen, wo die älteren Teile im notwendigen Verbande mit dem Ganzen bleiben, wie z. B. bei den Bäumen, sammeln sich mehr und mehr abgestorbene, schließlich wie bei den ältesten Jahresringen völlig funktionslose Teile an, durch deren Zersetzung der Tod mit Beihilfe anderer zufälliger Umstände bewirkt wird. Der Tod der jüngeren Teile erfolgt für sie aus rein äußeren Gründen. Das Cambium des vor dem Absterben stehenden Baumes, ebenso die jungen Triebe, sogar seine Stammspitze (z. B. bei Palmen, vergl. Mohl, l. c.) sind dabei vollkommen frisch und lebensfähig und können zum Anfang einer neuen Entwickelung werden. In diesem Sinne hat de Candolle daher volles Recht, zu sagen, bei den Pflanzen gibt es nur einen Tod aus äußeren Gründen. Das unbegrenzte Weiterwachsen zeigt sich am auffälligsten bei der Vermehrung von Bäumen oder perennierenden Stauden mit Hilfe vegetativer Teile, Stecklinge, Ausläufer u. dergl. Man denke nur an die vielen tausend Exemplare der Trauerweide, die von einem weiblichen Ableger abstammen, der im 17. Jahrhundert aus dem Orient nach England gebracht worden ist. Nach dem Vorgange von Galesio (vergl. Roeper, Uebersetzung von de Candolles Physiologie 1835, S. 791) sprach man in solchem Fall von einem einzigen Individuum; es wurde hier mit dem Ausdruck Individuum die Gesamtheit aller jener Pflanzen bezeichnet, die

Digitized by Google

aus einem einzigen Samen entsprungen sind und folglich auf diese Weise eine einzige Pflanze bilden, die sich vermehrt hat.

Der Ausdruck Individuum war hier gewiß sehr ungeschickt und überflüssig; aber es lag doch der richtige Gedanke zu Grunde, daß in einer solchen rein vegetativen Vermehrung ein fortgesetztes Wachstum vorliegt, das von der Fortpflanzung durch Samen wohl zu unterscheiden ist. Nur trug die Anwendung des Ausdruckes Individuum zu der Annahme bei, daß, wie bei einem einzelnen Individuum, so auch bei der Gesamtheit aller durch vegetative Vermehrung entstandenen, aus inneren Gründen ein Absterben eintreten müsse. Man glaubte als Folge der fortgesetzten, vegetativen Vermehrung ganz allgemein eine Degeneration, schließlich ein Verschwinden von Rassen oder Varietäten annehmen zu müssen; vgl. besonders Jessen (1854). Schon Mohl widersprach dieser Annahme aufs lebhafteste, die sich mehr in den Kreisen der Praktiker, als in der Wissenschaft erhielt. In neuester Zeit hat Möbius (1897, Kap. II) auf Grund eines reichen Tatsachenmateriales die Unrichtigkeit der Annahme nachgewiesen.

Die Pflanzen haben demnach durch den Besitz wachstumsfähiger Vegetationspunkte, die, wie sich Sachs (1882, S. 1230) ausdrückt, die Kontinuität der embryonalen Substanz repräsentieren, die Fähigkeit zu einem unbegrenzten Leben und Wachstum, mag auch dieses tatsächlich durch äußere Umstände früher oder später zum Abschluß kommen, mögen auch gewisse Teile infolge der Gewebedifferenzierung stets nach einiger Zeit absterben. Zu dem gleichen Schluß von der unbegrenzten Lebensfähigkeit führen nun auch meine experimentellen Untersuchungen an Thallophyten wie an Phanerogamen. So lange für eine genügende Konstanz günstiger Ernährungsbedingungen gesorgt wird, wachsen die Pilze, die Algen, die Ausläufer von Glechoma ununterbrochen weiter. Für solche fortwachsenden Enden paßt gar nicht der Begriff des Individuums als einer räumlich und zeitlich begrenzten Einheit. Dagegen kann man jederzeit Individualitäten machen, wenn einzelne Teile unter solche Bedingungen gebracht werden, die zu einer Entwickelung von Fortpflanzungsorganen führen, mit der

Digitized by Google

dann auch der Tod des Individuums unmittelbar verknüpft sein kann. Ein solcher beständig fortwachsender Pflanzenkörper repräsentiert direkt die Spezies, ist wie diese unsterblich, solange die für das Wachstum nötigen Bedingungen walten.

Aber auch für die fertigen differenzierten Organe mit begrenztem Wachstum, wie ältere Stengelinternodien, Blätter, Inflorescenzen etc., braucht der gewöhnlich bald eintretende Tod nicht unter allen Umständen notwendig zu sein. Solche fertigen Organe, wie namentlich die Blätter, können bekanntlich von neuem Wachstumsprozesse einleiten, neue Knospen bilden. Andere Organe, wie die Inflorescenzen, die unter gewöhnlichen Lebensverhältnissen nach der Fruchtreife absterben, können durch Umwandlung in vegetative Triebe zu einem unbegrenzten Wachstum gebracht werden. Vielleicht gelingt es später, junge Blätter längere Zeit wachstumsfähig zu machen. Denn die Möglichkeit dazu schlummert in jeder Zelle, jedem Organ.

Meine Versuche über fortwachsende Pflanzen unterscheiden sich von den in der freien Natur, oder in gewöhnlichen Kulturen beobachteten Wachstumserscheinungen in einem Punkte. Bei den letzteren wechselt periodisch eine Zeit lebhaften Wachstums mit einer Zeit der Ruhe während des Winters; bei meinen Kulturen schwankt wohl die Intensität des Wachstums, aber es geht ohne Unterbrechung vor sich. Damit stoßen wir auf eine interessante Frage: In seinem bedeutendem Werk über die Pflanzengeographie (1898, S. 260) spricht Schimper die Ansicht aus, daß eine periodische Abwechselung von Ruhe und Bewegung im Wesen des Organismus und nicht in den äußeren Bedingungen begründet sei. Gegenüber den irreführenden Berichten von früheren Reisenden über die immerwährende Vegetation der Tropenländer hebt Schimper als Resultat seiner langjährigen Studien hervor, daß in den Tropen, wie in den gemäßigten Ländern eine solche Rhythmik von Ruhe und Bewegung im Pflanzenleben sich nachweisen lasse. Unter Ruhe versteht Schimper nicht einen völligen Stillstand aller, sondern nur gewisser Funktionen, unter denen das Wachstum am

Digitized by Google

schärfsten hervortritt. Ueberall wechseln in dem nahezu gleichmäßigen Tropenklima Perioden des Wachstums, der Laubbildung mit solchen der Ruhe. Bäume der gleichen Spezies, selbst Zweige eines Baumes können zu gleicher Zeit teils im Wachstum teils in Ruhe sein, also unabhängig von der Jahreszeit. Diese Erscheinungen sind einer näheren Aufklärung sehr bedürftig; sie lassen sich nicht fern von den Tropen beurteilen. Es ist doch sehr möglich, daß die äußeren Bedingungen an den einzelnen Stellen nicht völlig konstant sind, daß das sog. gleichmäßige Tropenklima je nach den Verhältnissen der Standorte doch sehr verschiedenartig ist. Aber jedenfalls erhebt sich die Frage, ob selbst bei den Pflanzen unseres Klimas irgendwie ein periodischer Wechsel von Ruhe und Bewegung nötig ist. Schon meine Erfahrungen mit Glechoma, Ajuga sprechen nicht dafür; auch habe ich mit zahlreichen anderen Pflanzen Versuche gemacht, die sich auf die Wachstums- und Lebensdauer beziehen. Ich behandle zuerst die perennierenden Stauden und dann die ein- und zweijährigen Gewächse.

Eine sehr große Anzahl der in unseren Gärten kultivierten Stauden braucht keine Winterruhe, sondern läßt sich im Sommer wie im Winter kultivieren. Ihrem Verhalten nach in den Kulturen will ich drei Hauptfälle unterscheiden:

1. Ununterbrochenes Wachsen und Blühen.

Die einzige Pflanze, bei der ich bisher dieses Verhalten feststellen konnte, ist Parietaria officinalis, eine Urticacee, die an Mauern wächst, im Garten vom Juni bis zum Herbst blüht und dann in ihren oberirdischen Teilen abstirbt. Sie überwintert mit Knospen an den basalen Stengelteilen. Im Mai 1900 erzog ich aus einem Steckling eine Pflanze, die sehr bald zum Blühen kam und seit der Zeit bis heute ununterbrochen gewachsen ist und geblüht hat. Denn auch während des Winters genügt die Lichtintensität, um stets eine Anzahl Blüten zu erzeugen. Im Herbst pflege ich die Pflanze in frische Erde zu setzen und zurückzuschneiden. Von dieser Pflanze habe ich neue Ableger gemacht, die sich in gleicher Weise verhalten.

Digitized by Google

2. Ununterbrochenes Wachsen, im Winter kein Blühen.

Zahlreiche Stauden wachsen im Herbst und Winter im warmen Gewächshaus, aber die Lichtintensität, von der, wie wir seit Vöchting (1893) wissen, das Blühen abhängt, ist zu gering. Seit Mai 1900 kultiviere ich z. B. im Topf Spergularia marginata, die auch im Winter wächst, aber vom November bis Februar nicht blüht. Aehnlich verhalten sich Pelargonium zonale, Lamium album u. a. Ein besonderes Interesse beanspruchen diejenigen Stauden, welche im Freien in Form besonderer Ueberwinterungssprosse, wie Rhizome, Ausläufer, die kalte Jahreszeit überdauern.

Die Mehrzahl der von mir geprüften Pflanzen wächst im Herbst und Winter weiter, aber sie zeigen ein verschiedenes Verhalten. Bei den einen wachsen die kriechenden Sprosse als solche weiter und werden erst bei hellerem Licht von Februar, März ab zu aufrechten Sommertrieben, so z. B. Ranunculus lingua, Mimulus luteus. Bei anderen Arten wachsen die Ueberwinterungssprosse gleich zu aufrechten Trieben heran. Da aber die Bedingungen während des Winters viel günstiger für die Wintersprosse als für die Sommertriebe sind, so werden die ersteren immer wieder neu gebildet und können durch Nahrungsentziehung den Tod der Sommertriebe herbeiführen. So beobachtete ich es bei Lysimachia ciliata, Veronica longifolia, Lythrum salicaria, Epilobium hirsutum (vergl. S. 82). Bei allen diesen Gewächsen geht also das Wachstum ununterbrochen fort; es wechselt nur die Form des wachsenden Sprosses entsprechend dem Wechsel der äußeren Bedingungen. Alle die genannten Pflanzen kamen in den Topfkulturen während des Sommers zur Blüte.

3. Ununterbrochenes Wachsen ohne jedes Blühen.

Als Beispiel für dieses Verhalten habe ich bereits (S. 36) Glechoma hederacea besprochen; ihr schliessen sich an: Fragaria lucida, Rumex acetosa, Heuchera sanguinea u. a. Infolge des Zusammenwirkens aller Bedingungen, die in meinem Gewächshaus herrschen, ganz besonders bei der gleichmäßig hohen Temperatur im Winter, wachsen diese Pflanzen Sommer wie Winter,

Digitized by Google

ohne zur Bildung von Blüten zu gelangen. Alle diese Pflanzen können aber bei geeigneten Bedingungen im Sommer blühen.

Bei dem Charakter des Winters in unseren Gegenden läßt es sich leicht verstehen, warum Beobachtungen über andauernde Vegetation nur selten gemacht werden. In milden Wintern findet man vielfach blühende Pflanzen; von perennierenden ist Belles perennis die bekannteste. Andererseits beobachtet man während des Sommers Pflanzen, die nicht zur Blüte kommen, wie manche Wasserpflanzen, Lemna, Riccia etc.; vergl. darüber Schenck (1886, S. 108). In den immerfeuchten Tropengegenden sollte man ein ununterbrochenes Wachsen und Blühen erwarten. Schimper, der das Vorkommen solcher Erscheinungen verneint, weil bei näherem Zusehen doch gewisse Teile der Pflanze in Ruhe verbleiben, hat wohl auf die perennierenden Stauden weniger Rücksicht genommen. Fritz Mueller (1882, S. 392) gibt ausdrücklich an, daß bei Blumenau in Brasilien einige Pflanzen ohne Unterbrechung blühen, z. B. Ricinus, Musa, Abutilon. Gewisse eingeführte Pflanzen, namentlich zweijährige Gewächse, Kohl, Rüben, Carvum Carvi, schießen üppig ins Kraut, blühen aber niemals. Auch Wettstein (1902, S. 10) beobachtete in Brasilien, daß Symphytum officinale, die dort als Futterpflanze gezogen wird, nicht zum Blühen kommt.

Den perennierenden Stauden stehen die Pflanzen von eng begrenzter Lebensdauer gegenüber, die als ein- und zweijährige bezeichnet werden. Schon Pyr. de Candolle, später Hildebrand in einer wichtigen Arbeit (1882) und andere Forscher führen eine Reihe Tatsachen auf über die Veränderlichkeit der Lebensdauer solcher Gewächse. Die Lebenszeit kann abgekürzt werden, wenn z. B. perennierende Pflanzen, wie Ricinus, Victoria regia bei uns als einjährig gezogen werden, oder wenn zweijährige Pflanzen ihre ganze Entwickelung in einem Jahr durchlaufen, wie es besonders für die Zuckerrübe bekannt ist; andere Fälle bei Hildebrand (l. c., S. 118). Die Lebenszeit kann andererseits verlängert werden, wenn z. B. an und für sich einjährige oder zweijährige Pflanzen mehrjährig werden, wie es für Reseda odorata (Decandolle

Digitized by Google

1832, S. 972), Verbascum, Cochlearia, Glaucium flavum etc. (Hildebrand l. c., S. 74) beobachtet worden ist. Es ist schon mehrfach der Gedanke ausgesprochen worden, daß die ein- und zweijährigen Pflanzen ursprünglich von perennierenden abstammen; so hat Batalin (1890) für den Roggen den entsprechenden Nachweis geführt, und Wettstein (1897) hat für die einjährige Feuerbohne ein Perennieren wenigstens während mehrerer Jahre nachgewiesen. Abgesehen von den zuletzt erwähnten Versuchen von Batalin und Wettstein beruhen die Angaben über die Veränderlichkeit der Lebensdauer, namentlich ihrer Verlängerung, mehr auf gelegentlichen Beobachtungen als auf konsequent durchgeführten Experimenten. Mir schien es daher von einigem Interesse, planmäßige Versuche in dieser Richtung anzustellen und dabei zugleich die Frage nach der Notwendigkeit einer Ruheperiode zu berücksichtigen. Die Frage nach der Verlängerung der Lebenszeit kann aber verschieden gestellt und beantwortet werden. Ich kann zunächst fragen, ob bei einer ein- oder zweijährigen Pflanze die Stengelvegetationspunkte, die normalerweise einen Blütentrieb entwickeln oder direkt in einer Blüte aufgehen, ihrer Natur nach ein begrenztes Wachstum haben. Die Antwort lautet, daß es nicht der Fall ist. Meine Untersuchungen an der einjährigen Moehringia trinervia (1900, S. 217) beweisen, daß deren Stengelvegetationspunkte, solange man sie in vegetativem Wachstum erhalten kann, auch unbegrenzt weiter wachsen. Indem man die wachsenden Enden wieder als Stecklinge benutzt, kann man die Pflanze in beständiger Vegetation erhalten. Das Gleiche gilt für alle Fälle, in denen man solche Kräuter durch Stecklinge vermehren kann, und alle Arten, die ich geprüft habe, sind dazu fähig. In den beiden letzten Sommern habe ich solche Versuche mit den verschiedensten Pflanzen angestellt, mit einjährigen wie Lein, Buchweizen, Nicotiana glauca, Ageratum conyzoides, Lopezia coronata, mit zweijährigen, wie Cochlearia officinalis, Oenanthe Phellandrium, Oenothera biennis. Unter den ein- und zweijährigen Kulturpflanzen ist die Fähigkeit einer vegetativen Vermehrung durch Stecklinge mehrfach nachgewiesen worden, z. B. für den Roggen, Tabak, die Zuckerrübe

Digitized by Google

(vergl. Fruhwirth 1901, S. 238). Die von mir im Mistbeet gezogenen Stecklingspflanzen blüten bis in den Herbst hinein, solange als die äußeren Verhältnisse es gestatteten. Unter geeigneten Bedingungen in südlicheren, helleren Gegenden wird es nicht schwierig sein, solche Gewächse in ununterbrochenem Wachsen und Blühen zu erhalten, indem man von Zeit zu Zeit blühende Triebe als Stecklinge benutzt; ebenso wird man auch rein vegetatives Wachstum wie bei Moehringia herbeiführen können, wenn man rechtzeitig neue Stecklinge unter sehr günstige Ernährungsbedingungen bringt. Die Vegetationspunkte der ein- und zweijährigen Pflanzen verhalten sich prinzipiell trotz ihrer Neigung zur Blütenbildung gleich denjenigen der perennierenden Gewächse, sie haben alle die Fähigkeit zu einem unbegrenzten Wachstum und Leben.

Eine andere Frage ist es, ob ein aus einem Keim (Samen oder Steckling) erwachsenes, einzelnes Pflanzenindividuum sehr viel länger zu leben vermag, als es tatsächlich in der freien Natur der Fall ist. Die Pflanze stirbt, weil die frühzeitig eintretende Blüten- und Fruchtbildung eine Erschöpfung herbeiführt (Decandolle) und ferner, weil sie keine widerstandsfähigen, vegetativen Organe besitzt. Kann die einjährige Pflanze ihrer Struktur nach solche Organe bilden, schränkt man die Blütenbildung ein, so kann sie perennierend werden. Auf diese Weise hat man die gewöhnlich einjährige Reseda odorata zu einem ausdauernden Strauch erzogen (Decandolle l. c., S. 972). In welchem Grade andere ein- oder zweijährige Pflanzen solche Fähigkeiten besitzen, kann nur durch den Versuch entschieden werden. Bei den Versuchen von Wettstein (1897) mit der einjährigen Feuerbohne überwinterten die Pflanzen mit Hilfe des knollig verdickten Hypocotyls. Mit jedem Sommer nahmen die Pflanzen an Ueppigkeit und Ertragsfähigkeit ab, und sie starben schließlich ab, wenn auch einige sich bis in das vierte Jahr erhielten. Die Pflanze ist zwar mehrjährig gewesen, aber von einer Umwandlung in eine perennierende kann keine Rede sein. Meine Versuche führten zu ähnlichen Resultaten, nur daß ich sie stets so anstellte, daß die Pflanzen keine Winterruhe hatten. Ich ging z. B. von einem

Digitized by Google

Steckling der einjährigen Corydalis glauca aus und kultivierte ihn in meinem Gewächshaus. Vom Frühjahr 1900 bis August 1902 wuchs die Pflanze beständig und blüte auch fort mit Ausnahme der Monate November bis Februar. Nach $2\,^1/_4$ Jahren starb sie ab. Seit Frühjahr 1900 kultivierte ich eine aus einer Inflorescenz entstandene Rosette von Cochlearia officinalis. Sie entwickelte sich im Laufe der folgenden Jahre zu einem deutlichen Stämmchen mit mächtiger Blattrosette, starb dann aber im Sommer 1902 ab und zwar infolge Fäulnis des Stammes. Andere Versuche mit zweijährigen Pflanzen sind noch in vollem Gange. Aber es ist vorauszusehen, daß die meisten, mögen sie auch ein paar Jahre länger leben, schließlich doch absterben. Der Tod erfolgt, weil in dem einzelnen Individuum mit der längeren Lebensdauer ein Teil der differenzierten Gewebe funktionslos wird, abstirbt und zum Anlaß einer immer weitergreifenden Zerstörung wird. Dazu kommt, daß die Gewebe des Stammes nicht den ungewöhnlichen Ansprüchen des viel stärker entwickelten, vegetativen Systems genügen. In seinen wichtigen Untersuchungen über vikarierende Organe hat Vöchting (1899) bei Oxalis crassicaula, ferner bei der Kartoffel die alte Knolle in das System des Stengels eingeschaltet. Die Knollen haben ihre anatomische Struktur verändert; sie haben viel länger gelebt als sonst; aber schließlich starben sie doch ab.

Bei den ein- oder zweijährigen, richtiger gesagt bei den kurzlebigen Pflanzen kann die Lebensdauer durch günstige Ernährungsbedingungen, durch Unterdrückung der Samenbildung bald mehr, bald weniger verlängert werden. Aber sehr wahrscheinlich tritt doch stets nach einiger Zeit der Tod ein. Die Unzulänglichkeit der Gewebebildung und Gewebeerneuerung unterscheidet die kurzlebigen von den langlebigen Gewächsen, und dieser Unterschied tritt dann besonders hervor, wenn die in der früheren oder späteren Blüten- und Samenbildung existierende Verschiedenheit nicht in Betracht kommt.

Bei allen bisher besprochenen Pflanzen gibt es keine in ihren spezifischen Eigenschaften irgendwie begründete Ruheperiode. Eine solche ist dagegen für andere Pflanzen bekannt,

Digitized by Google

so für die in unserem Klima lebenden, holzigen Gewächse, von denen ich hier absehe, ferner für eine Anzahl von Knollen- und Zwiebel-bildenden Arten. Die Beobachtungen an solchen haben zu der irrigen Verallgemeinerung geführt, wonach die meisten unserer Stauden eine solche Ruheperiode durchzumachen hätten. In Wirklichkeit ist es eine kleinere Anzahl mit scharf ausgesprochener innerer Ruhe gegenüber den anderen, die jederzeit wachstumsfähig sind. Bei manchen solcher zeitweise ruhenden Pflanzen ist es möglich gewesen, die Ruheperiode abzukürzen, durch höhere Temperatur wie bei den im Winter getriebenen Hyacinthen u. s. w. oder durch vorhergehende Trockenheit und niedere Temperatur, wie z. B. bei der Kartoffel nach den bekannten Untersuchungen Müller-Thurgaus oder durch Aetherisieren (bei Syringa nach der Entdeckung von Johannsen 1900). Ich verweise auf die Darstellung dieser Verhältnisse in Pfeffers Physiologie (1901, S. 273). Hier lege ich ein besonderes Gewicht auf die Frage, wie weit es möglich ist, die Ruheperiode völlig auszuschalten. In dieser Beziehung sind Beobachtungen von B. Schmid (1901) an der Kartoffel von besonderem Interesse. Mit Hilfe höherer Temperatur, guter Luftzufuhr brachte Schmid Kartoffeln bereits im Herbst zum Austreiben. Die Pflanzen wuchsen im Winter bis zum Frühjahr, und die zu dieser Zeit geernteten Knollen keimten sehr bald wieder aus, ohne eine deutliche Ruheperiode durchmachen zu müssen.

Bei meinen Versuchen ging ich von vornherein von dem Gedanken aus, die Ruheperiode dadurch zu beseitigen, daß der Pflanze nicht gestattet wird, zur Ruhe zu kommen. Es kam mir weniger darauf an, bereits ruhende Organe durch irgend welche Mittel zu frühzeitigem Treiben zu veranlassen, als vielmehr durch vorbereitende Kultur die inneren Hemmungen des Wachstums nicht eintreten zu lassen. Der Versuch gelang mir zunächst bei Gratiola officinalis, eine der wenigen Sumpfpflanzen, deren Ueberwinterungsknospen nach meinen früheren Erfahrungen im Herbst nicht zum Austreiben zu bringen waren. Ich kultivierte nun die Pflanze im Sommer als Wasserpflanze, doch so, daß immer die obersten Triebe mit ihren

Digitized by Google

Blättern in die Luft ragten. Im Herbst wurden die Pflanzen in das Warmhaus gebracht; alle an der Basis befindlichen Knospen wuchsen unter diesen Umständen den ganzen Winter langsam fort; der Versuch wurde in den beiden letzten Jahren mit gleichem Erfolg ausgeführt.

Eine andere Pflanze, die ausgesprochene Winterknospen bildet, ist Utricularia. Nach Goebel (1893, S. 360) verhalten sich solche Knospen in den einzelnen Jahren verschieden, insofern im einen Falle ein Austreiben erst im Januar, im anderen Falle schon früher möglich ist. Wie Goebel wohl richtig vermutet, hängt dieses verschiedene Verhalten von den Bedingungen ab, unter denen die Winterknospenbildung erfolgt war. Es gelingt ohne Schwierigkeit diesen Prozeß völlig auszuschließen. Seit Sommer 1901 kultiviere ich Utricularia in einem Aquarium meines Gewächshauses. Im Herbst des gleichen Jahres, wo ich frühzeitig heizen ließ, wuchsen die Utricularien ungestört weiter, ohne zur Bildung von Ruheknospen zu kommen. Im kühlen September 1902 trat die Bildung von solchen Knospen ein; aber alle gingen wieder zum Wachstum über, als im Oktober geheizt wurde.

Noch bei einigen anderen sehr bekannten Pflanzen gelang es mir, die Ruheperiode zu beseitigen oder wenigstens sehr einzuschränken. Bei Hyacinthen, die ich im Winter 1899/1900 im Gewächshaus getrieben hatte, bemerkte ich nach dem Absterben der alten Wurzeln im Frühjahr eine erneute Wurzelbildung, während die Blätter noch ganz frisch waren. Die Pflanzen wurden weiter kultiviert, im Juni in nahrhafte Erde und in ein warmes helles Mistbeet versetzt. Sehr bald sproßten junge Blätter hervor, die sich normalerweise erst im folgenden Jahre entwickeln sollten, und Anfang September erschien auch die Inflorescenz. Sie blieb kurz, trug aber normale Blüten. Nicht minder auffallend ist das Verhalten von Ficaria ranunculoides, die in den Frühjahrsmonaten die rasch vergänglichen, beblätterten und blühenden Triebe bildet, während des ganzen Sommers und meist auch des Winters in Form von kleinen Knöllchen ruht. Unter Umständen können diese im Herbst anfangen zu keimen (Irmisch 1854). Eine Anzahl Knöllchen

Digitized by Google

wurde Mitte September 1901 in einer größeren Schale in einem Mistbeet warm und hell kultiviert. Sie begannen sofort zu keimen und bildeten, seit Dezember im Warmhaus stehend, ihre Triebe aus, die im Februar ihre höchste Entwickelung erreichten. Im März starben die Pflanzen ab, neue Knöllchen zurücklassend. Die Kultur wurde feucht und hell gehalten, und im Mai traten bereits zahlreiche neue Sprosse hervor, die Ende Juli zur Blüte kamen. Während ein Teil der Sprosse abstarb, ein anderer weiter wuchs, begannen im Herbst bereits neue Keimungen. In den beiden Fällen der Hyacinthe und der Ficaria hat augenscheinlich das Antreiben durch höhere Temperatur die inneren Zustände der sonst ruhenden Organe verändert, so daß diese bei fortdauernd günstigen Wachstumsbedingungen gar nicht oder sehr vorübergehend zur Ruhe kamen. Bei weiterer Ausarbeitung der Methoden durch geeignete, vorhergehende Kultur wird man später die Mehrzahl der Pflanzen mit innerer Ruheperiode zu ununterbrochenem Wachstum bringen können.

Bei dem zitierten Versuch von Schmid war für die schnelle Keimung der im Frühjahr gebildeten Kartoffeln der unreife Zustand wohl der Hauptgrund. Ich habe mit der Kartoffelsorte „Maercker" den gleichen Versuch angestellt. Im Winter getriebene Kartoffeln hatten im April eine Menge kleiner, wenig ausgereifter Knollen gebildet. Diese trieben nach Versetzung in ein warmes Mistbeet bereits in 14 Tagen Sprosse über die Erde. Die Pflanzen wurden bald ins freie Land versetzt. Im August erntete ich große, reif aussehende Kartoffeln, die, in Erde verpflanzt, erst wieder im Winter keimten. Während des letzten Ausreifens solcher Organe entstehen erst die inneren Hemmungen, die ein sofort eintretendes Wachstum, auch bei geeigneter Temperatur, verhindern. Bei seinen interessanten Versuchen, Syringa durch Aetherbehandlung zu frühzeitigem Treiben zu bringen, beobachtete Johannsen (1902, S. 112), daß im August der Versuch leichter gelingt als z. B. im September und Oktober. Johannsen meint, daß in der ersten Periode der „Vorruhe" eine schwache Wachstumshemmung existiere, die durch die Aetherbehandlung beseitigt

Digitized by Google

wird. Dagegen in der nächsten Periode der „Mittelruhe“ habe die Wachstumsfähigkeit selbst abgenommen. Diese Annahme ist doch sehr unwahrscheinlich; man kann sich gar nicht vorstellen, daß in so jungem embryonalem Gewebe die Wachstumsfähigkeit überhaupt abnehmen könne. Viel näher liegt doch die Annahme, daß die Hemmungen, die in der ersten Periode auftreten, in der zweiten nur stärker geworden sind. Es wird besonderer äußerer Bedingungen bedürfen, sie zu beseitigen, was dann in der Periode der Nachruhe wieder leichter wird.

Die Beobachtungen über die Lebensdauer der Pflanzen zeigen, wie tief man in ihr Leben eingreifen kann, wie man es in ganz andere Bahnen leiten kann, als es unter den gewöhnlichen Bedingungen der freien Natur der Fall ist. Allen Pflanzen, den einfachsten wie den kompliziertesten, ist es gemeinsam, daß sie unter den geeigneten Bedingungen fortleben und fortwachsen können, daß ein innerer Tod für ihre wachsenden Vegetationspunkte nicht existiert. Andererseits treten uns bei den einzelnen Arten eine Menge spezifischer Verschiedenheiten entgegen, die sich auch in der Lebensdauer der abgegrenzten Stücke, die wir als die einzelnen Individuen bezeichnen, ausdrücken. Die Individualität einer kleinen Bakterienzelle löst sich nach wenigen Stunden auf, indem sie bei der Teilung zwei neue Individuen bildet. Eine kleine, wenigzellige Alge kann bereits neben den fortlebenden Fortpflanzungszellen absterbende Teile haben, wenn man nicht besonders für ein Fortleben von diesen sorgt. In immer reicherer Ausbildung treten uns bei den höheren Pflanzen die einzelnen Individuen entgegen, die in ihrer Lebensdauer außerordentliche Verschiedenheiten aufweisen. Solche Individuen können bei perennierenden Pflanzen unbegrenzt weiter leben, sobald sie die Fähigkeit haben, die alten, absterbenden Teile abzustoßen. Bei allen denjenigen Pflanzen, die die alten, absterbenden Teile in ihre Einheit einschließen, gehen die Individuen schließlich zu Grunde, die einen nach kurzer Zeit, die anderen, wie die Bäume, bisweilen erst nach Hunderten von Jahren.

Digitized by Google

VII. Ueber Variation und Mutation.

Die in den vorhergehenden Kapiteln besprochenen Erscheinungen geben ein reiches Bild der Variabilität der Organismen. Der Begriff der Variabilität hängt mit dem Begriff der Norm zusammen, die man als charakteristisch für jede Art betrachtet. Unter der Norm einer Art versteht man die Vereinigung der sichtbaren Merkmale, die unter den gewöhnlichen Bedingungen der freien Natur oder Kultur auftreten. Wie ich schon in der Einleitung betonte, verstehe ich mit de Vries unter Art oder Species die elementare Spezies, d. h. die letzte systematische Einheit, die nach den heutigen Kenntnissen unterscheidbar ist und die sich unter den Bedingungen der Außenwelt innerhalb gewisser Grenzen als konstant erweist. Die Norm einer solchen Spezies, wie sie in ihrer Diagnose beschrieben wird, ist eine brauchbare Abstraktion; in der konkreten Wirklichkeit setzt sich nun die Spezies aus zahllosen, einzelnen Individuen zusammen, die voneinander stets etwas abweichen. Diese Abweichungen faßt man als Variationen der gedachten Norm auf. In seinem ausgezeichneten Werk über die Mutationstheorie (1901—1903) hat de Vries den Versuch gemacht, diese Variationen genauer zu charakterisieren; ich will von seinen klaren Darlegungen ausgehen.

De Vries (1901, S. 37) nennt die Variabilität individuell oder fluktuierend oder kontinuierlich und schreibt ihr, gegenüber den sprungweise auftretenden, erblichen Modifikationen, die er Mutationen nennt, zwei Eigentümlichkeiten zu. Die Variationen sind wesentlich von quantitativer, nicht qualitativer

Digitized by Google

Art, die Abweichungen finden stets nur in zwei Richtungen statt, und sie werden ferner von den Queteletschen Gesetzen beherrscht.

Nach dem ersten Satz beschränkt de Vries die individuellen Variationen hauptsächlich auf quantitative Veränderungen, die Zahl, Maß und Gewicht betreffen. Nun kennen wir aber doch zahllose Variationen, die durch diese Definition ausgeschlossen werden, Variationen, die eben qualitativer Art sind. Denn die tiefgreifenden Formveränderungen, die durch die Einwirkung von Tieren oder Pilzen oder durch besondere Kombinationen äußerer Bedingungen hervorgerufen werden, können doch niemals als bloß quantitative bezeichnet werden. Wenn die Blütenorgane völlig durch gewisse Tiere umgestaltet werden, wenn Zweigsysteme oder ganze Pflanzen durch Parasiten in der Art des Wachstums, der Verzweigung, in der Form, Lebensdauer und anatomischen Struktur umgeändert werden, so sind das qualitative Variationen, die weit das übertreffen, was man bei Mutationen bisher beobachtet hat. Für alle diese Vorgänge paßt auch gar nicht der Ausdruck „kontinuierliche Variation"; sie treten nur dort ein, wo die maßgebenden Bedingungen vorhanden sind. Also die Einschränkung der individuellen Variation auf rein quantitative Veränderungen läßt wesentliche Tatsachen ganz außer acht; man muß sie daher fallen lassen. Unter Variationen sind alle Abweichungen zu verstehen, gleich, ob sie Zahl, Maß, Gewicht, äußere Form oder anatomische Struktur betreffen.

Die individuelle oder fluktuierende Variation soll nach de Vries besonders dadurch ausgezeichnet sein, daß sie den Queteletschen Gesetzen folgt. Durch zahlreiche, wertvolle Untersuchungen hat sich herausgestellt, daß die einzelnen Merkmale bei Tieren, wie bei Pflanzen in sehr regelmäßiger Weise variieren. Bei großen Zahlen erfolgt die Variation nach den Regeln der Wahrscheinlichkeitsrechnung. Immer gelingt es, einen Durchschnittswert zu gewinnen, um den die anderen Werte gleichmäßig sich anordnen. Wenn man eine Kurve konstruiert, so wird durch den am häufigsten vorkommenden Wert das Maximum bestimmt, während die

Digitized by Google

Werte nach beiden Seiten gleichmäßig abfallen; die Grenzen, in denen überhaupt die Variation sich abspielt, geben die Variationsweite oder den Abänderungsspielraum. Dieses Schwanken eines Merkmales um einen Durchschnittswert nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit hält de Vries für ein Grundgesetz, das die Variabilität beherrscht. Mittelwert und Variationsweiten sollen zu den Artcharakteren gehören. Damit wird behauptet, daß mit der spezifischen Struktur die Notwendigkeit für ein Merkmal gegeben ist, in der bestimmten Weise um einen mittleren Wert zu schwanken. Gegen diese Auffassung möchte ich mich entschieden aussprechen; mir scheint hier wieder eine Ueberschätzung der statistischen Methode vorzuliegen. Ich verweise auf die gründlichen Auseinandersetzungen, die Sigwart in seiner Logik diesen Methoden gewidmet hat. Niemals kann einem noch so oft bestätigten Durchschnittswert die Bedeutung beigelegt werden, daß er für sich der Ausdruck irgend welcher Notwendigkeit sei. Durch die statistischen Methoden werden gewisse Tatsachen, im besten Falle gewisse Regeln festgestellt, die aber stets selbst einer Erklärung bedürfen. Das Schwanken um einen Mittelwert hängt von dem Vorhandensein unbekannter, variabler Größen ab; die Regel, nach der in den aufeinanderfolgenden Jahren ähnliche Durchschnittswerte erhalten werden, kann nur darauf beruhen, daß die variablen Bedingungen in jedem Jahre ebenfalls um einen mittleren Wert schwanken. Nun betont de Vries ausdrücklich (z. B. 1901, S. 368 u. f.), daß die fluktuierende Variation von den Ernährungsbedingungen abhängt; aber er geht gar nicht darauf ein, welch ein Zusammenhang zwischen diesen schwankenden Bedingungen und den Mittelwerten besteht. Nehmen wir einen bestimmten Einzelfall, eine Wasserpflanze, die durch den Aufenthalt auf dem Lande eine Reihe von Veränderungen zeigt. Was sollen die Queteletschen Regeln hier für eine Bedeutung haben? Die Umänderungen treten gerade so weit ein, als es dem Verhältnis der spezifischen Struktur und den vorhandenen Bedingungen des Standortes entspricht. Es ist für diesen Fall doch gleichgültig, um welchen mittleren Wert die betreffenden

Digitized by Google

Formmerkmale bei sehr großen Zahlen schwanken. Ich will nun, um meine Ansichten über die Queteletschen Regeln näher darzulegen, auf einige Beispiele eingehen.

Ich nehme als erstes Beispiel die Blattgröße von Glechoma hederacea. Würde man an Pflanzen der freien Natur zahlreiche Zählungen vornehmen, so würde man auch hier die Queteletschen Regeln bestätigt finden. Aber die Hauptfrage: warum variieren überhaupt die Blätter und von welchen Bedingungen ist die Variation abhängig? werden wir aus solchen Zahlen niemals beantworten können. Hier kann allein der Versuch mit bekannten Bedingungen entscheiden. Das rundlich nierenförmige, am Rande gekerbte Blatt sitzt auf einem Stiel. Aus einer hell und feucht gehaltenen Kultur maß ich 10 kräftige Blätter; im Durchschnitt war

die Länge = 5,4 cm
die Breite = 5,8 „
die Stiellänge = 9,9 „

Von einer solchen Pflanze leitete ich einen Ausläufer in ein hell beleuchtetes Aquarium und hielt ihn stets untergetaucht. Bei einem Versuche im Februar zeigten 10 Blätter folgende Werte:

die Länge = 0,75 cm
die Breite = 0,99 „
die Stiellänge = 1,35 „

Es ist nun völlig gleichgültig, ob ich 10 oder 100 oder noch mehr Blätter zähle. Unter den genannten Bedingungen tritt die starke Reduktion der Blattgröße stets und sicher ein als notwendige Reaktion. Ich habe den Versuch zu verschiedensten Zeiten des Jahres gemacht. Nun treten zwar kleinere Schwankungen in der Blattgröße auch bei solchen Versuchen ein. Im Sommer z. B. erreichten die Wasserblätter eine Länge von 1,6 cm, eine Breite von 1,7 cm, eine Stiellänge von 2,4 cm. Diese Schwankungen erklären sich ohne weiteres aus dem Umstande, daß die Ernährungsbedingungen der in der Luft wachsenden Pflanze gar nicht konstant sind; es schwankt die Lichtintensität, die Temperatur, die Nährstoffmenge im Boden, und alles wirkt natürlich auch auf die Wasserblätter ein.

Digitized by Google

Kultiviert man nun Glechoma in sehr feuchter Luft bei mäßigem Licht, so entstehen wieder andere Blätter, bei denen besonders die Stiellänge im Verhältnis zur kleinen Spreite auffällt. Bei Messungen an 10 Blättern betrug im Durchschnitt:

die Länge = 2,6 cm
die Breite = 2 „
die Stiellänge = 13 „ .

Ich könnte nun noch weiter gehen und die Blattform besprechen, die bei sehr hellem Licht und relativ großer Lufttrockenheit entsteht. Die Blätter sind klein, kurz gestielt, besitzen aber einen viel derberen Charakter als die Blätter in der feuchten Luft, sind auch anders gefärbt. Aber die Angaben werden genügen zu dem Nachweis, daß die jedesmalige Blattform das notwendige Resultat des Zusammenwirkens von spezifischer Struktur und der inneren und äußeren Bedingungen ist. Solange bei gleichem Ausgangsmaterial die äußeren konstant erhalten werden, tritt ganz unabhängig von den Queteletschen Regeln die entsprechende Blattform auf. Höchstens kann die statistische Methode die Größe der Schwankungen bestimmen, die auf der praktischen Schwierigkeit, völlig konstante Bedingungen herzustellen, beruhen.

Nehmen wir ein anderes Organ von Glechoma, die Internodien, so können wir an ihnen die gleichen Erscheinungen feststellen. Die 20 Internodien eines 2 Meter langen Ausläufers von einer Kultur im Garten hatten durchschnittlich eine Länge von 11,3 cm. Die Internodien der Wassertriebe hatten durchschnittlich nur eine Länge von 2,7 cm. Als ich eine Pflanze sehr trocken und mäßig hell kultivierte, besaßen die Internodien nur noch eine Länge von 1,6 cm, während im Wasser und dunkel wachsende Internodien eine Länge von 18 cm erreichten. In allen diesen Versuchen benutzte ich ein gleichmäßig kultiviertes Ausgangsmaterial, das sicher einer elementaren Spezies angehörte.

Als letztes Beispiel betrachte ich eine Inflorescenz, z. B. von Veronica anagallis. In der freien Natur schwankt voraussichtlich die Länge eines Blütentriebes wie die Zahl der Blüten nach den Queteletschen Regeln. Genauere Be-

Digitized by Google

stimmungen habe ich nicht ausgeführt; ich teile nur von 27 abgeblühten Inflorescenzen die durchschnittlichen Werte mit: die Länge betrug 9,2 cm, die Zahl der Blüten ca. 22. Nun kann man aber, wie ich früher nachwies (S. 117), die Inflorescenzen zu einem längeren Leben und Wachstum veranlassen. Solche Inflorescenzen können eine Länge bis zu 82 cm und eine Zahl von Blütenknospen bis zu 96 erreichen. Die nach den Queteletschen Regeln bestimmten Mittelwerte geben uns gar keine Ahnung von der wirklichen Variationsfähigkeit. Man kann nun ebensogut die Blütezeit, die Blütengröße, das Verhältnis der einzelnen Blütenteile untersuchen. Sobald man überhaupt imstande ist, die Abhängigkeit irgend eines Merkmales von bestimmten und bekannten Bedingungen festzustellen, so kann man die verschiedenen Variationen jederzeit an jedem Exemplar nachweisen. Diese Variationen verhalten sich gar nicht anders als die durch bestimmte Tiere oder Parasiten hervorgerufenen Mißbildungen oder die früher besprochenen Variationen des Entwickelungsganges oder die Metamorphosen. Von einem Schwanken um einen Durchschnittswert kann nur insofern die Rede sein, als wegen der schon berührten Schwierigkeit, die Versuchsbedingungen ganz konstant zu erhalten, tatsächlich kleine Schwankungen nicht zu vermeiden sind.

Die durch die statistischen Methoden festgestellten Schwankungen der einzelnen Merkmale um einen Mittelwert sind sichere Tatsachen, die nun ihrerseits eine Erklärung verlangen. Nach der von mir gegebenen Darstellung läßt sich wenigstens eine solche Erklärung im allgemeinen annehmen; denn für die Erklärung der einzelnen Fälle fehlt viel zu sehr das Beobachtungsmaterial. Wenn man eine Pflanze, wie Glechoma, an ihrem natürlichen Standort beobachtet, so sieht man, wie verschieden für die einzelnen Individuen die äußeren Bedingungen sind; die einen leben feuchter, die anderen trockener, die einen mehr in der Sonne, die anderen mehr im Schatten. Dazu kommt der Konkurrenzkampf um die Nährsalze, es schwanken mit jedem Tage die Witterungsverhältnisse. Kurz, eine Menge variabler Bedingungen wirkt auf die einzelnen Individuen und die Ausbildung ihrer Organe ein, und man versteht, warum

Digitized by Google

diese Organe bei den Individuen verschieden sind. Das Schwanken der Variationen um einen Mittelwert erklärt sich nun daraus, daß die variablen Bedingungen selbst um einen solchen Wert schwanken. An dem betreffenden Standort wird z. B. der mittlere Wert der Blattgröße, der Internodienlänge u. s. w. der am häufigsten vorkommenden Kombination der maßgebenden äußeren Faktoren entsprechen. Wenn durch die Statistik nachgewiesen wird, daß an zwei Standorten verschiedene Durchschnittswerte auftreten, so ist zweierlei möglich. Entweder sind die Bedingungen der beiden Standorte im Durchschnitt verschieden, oder sie sind gleich, aber es handelt sich um zwei verschiedene elementare Arten, die ihrer verschiedenen spezifischen Struktur nach verschieden reagieren.

Ich möchte nun nicht mißverstanden werden. Ich verkenne durchaus nicht den großen wissenschaftlichen Wert der Statistik, die vielfach den einzigen Weg darbietet, gewisse Regelmäßigkeiten im Leben der Organismen aufzufinden. Auch für die Pflanzen hat de Vries mit Recht Gewicht auf diese Methode gelegt, und sein Werk zeigt ohne weiteres ihre große Bedeutung, wenn es sich darum handelt, bei Unkenntnis der Bedingungen die Grenzen wie den mittleren Wert der Abweichungen eines Merkmales festzustellen. Aber für die Frage nach den Ursachen der Variabilität bleibt die Methode ein Notbehelf; sie verliert jedes Interesse, sobald man eine kausale Beziehung der Formerscheinungen zu den Bedingungen erkennt. Dieses ist eine wesentliche und bisher zu wenig bearbeitete Aufgabe der Entwickelungsphysiologie.

Nach diesen Darlegungen muß der Begriff der Variation einer Spezies möglichst weit gefaßt werden, um die verschiedenen formalen Vorgänge unter einen einheitlichen Gesichtspunkt zu bringen. Da wir von der Voraussetzung ausgehen, daß jeder Spezies eine konstante spezifische Struktur zu Grunde liegt, so folgt daraus, daß nur solche formale Veränderungen, allgemein solche Merkmale, hervortreten können, die als Potenzen dieser Struktur bereits vorhanden sind.

Die Sichtbarkeit der mannigfaltigen Merkmale hängt von dem Vorhandensein der inneren Bedingungen ab, die ihrerseits

Digitized by Google

wieder in irgend welchem Grade mit der Außenwelt zusammenhängen. Je nach der Beschaffenheit dieser Bedingungen kommen nun die verschiedenen Merkmale überhaupt und in wechselndem Grade der Ausbildung zur Verwirklichung — wir sprechen dann von den verschiedenen, variierenden Individuen. Die in der freien Natur vorkommenden Individuen, die als normal oder typisch bezeichnet werden, stellen die Spezialfälle formaler Entwickelung vor, die den Bedingungen dieser Natur entsprechen. Tatsächlich tritt aber bereits in den Standortsformen gemäß ihren besonderen Bedingungen eine Menge Abweichungen, d. h. die Entwickelung besonderer Merkmale, hervor. Oder es zeigen sich unter gewissen Bedingungen einzelne Merkmale, die man bisher nur an verwandten Arten beobachtet hat und die man als atavistisch auffasst. Dann beobachtet man eine Unmenge interessanter Variationen in dem großen Heer von sogen. Mißbildungen, d. h. Umänderungen aller Organe in Abhängigkeit von Tieren, Pilzen u. s. w. Es gehören ferner hierher die mannigfaltigen Aenderungen des anatomischen Baues, die neuerdings Küster zum ersten Male zusammenfassend dargestellt hat. Dazu kommen die Beobachtungen und Experimente, die über den Einfluß von Licht, Feuchtigkeit, Wärme etc. auf die Pflanzenform angestellt worden sind, die wichtigen Experimente Bonniers über den Einfluß des alpinen Klimas, des elektrischen Lichtes u. s. w.; man vergl. die interessante Darstellung der Einflüsse des Mediums von Costantin (1898). Schließlich gehört alles hierher, was in den vorhergehenden Kapiteln über Aenderung des Entwickelungsganges, der Lebensdauer, über die Metamorphosen der Organe ausgesagt ist. Erst wenn man alles dieses klar überschaut, gewinnt man eine Vorstellung, welch eine Fülle von Entwickelungsmöglichkeiten in der spezifischen Struktur einer Spezies liegt. Erst dann bekommt man eine Ahnung was eigentlich eine Spezies ist.

Unter den Merkmalen einer Spezies pflegt man solche der Organisation und solche der Anpassung zu unterscheiden. Die ersteren sind den größeren Gruppen gleichmäßig angehörende Eigenschaften, zugleich solche, deren zweckmäßige Bedeutung

Digitized by Google

nicht einzusehen ist, wie die Zahl und Stellungsverhältnisse der Blüten, die Blattstellung u. s. w. Als Anpassungsmerkmale faßt man diejenigen zusammen, deren Bedeutung für das Leben einleuchtend ist und die bei den verschiedenartigsten Pflanzen auf den gleichen Standorten analog entwickelt sind. Auf die Frage nach der größeren oder geringeren Zweckmäßigkeit lege ich kein Gewicht. Wir können nicht wissen, ob nicht gewisse Organisationsmerkmale als zweckmäßig beurteilt werden können, andererseits ist die Zweckmäßigkeit vieler Anpassungsmerkmale, vieler Reaktionen des Organismus auf äußere Einflüsse hin gar nicht einzusehen; vergl. die richtigen Bemerkungen Goebels (1898, S. 15) darüber. Viel wichtiger ist ein anderer Unterschied: die einen Merkmale sind leicht variabel, die anderen nach unseren heutigen Kenntnissen sehr wenig. Das ist aber nur ein gradueller, nicht ein prinzipieller Unterschied. Die inneren Bedingungen der Organisationsmerkmale werden bei jeder Fortpflanzung den Nachkommen sehr regelmäßig übertragen und durch die gewöhnlichen Schwankungen äußerer Einflüsse wenig berührt. Wir sind bisher nicht imstande, in der richtigen Weise einzugreifen; aber daß es später möglich sein wird, lehren doch die bei manchen Pflanzen unter Umständen eintretenden Abänderungen der Zahl, der Stellung von Blättern und Blütenteilen. Wie variiert z. B. die Blattstellung bei manchen Urticaceen, Lysimachia-Arten (vergl. z. B. de Vries 1901, S. 631) u. s. w. — Das sind die Fälle, mit denen man beginnen muß, um eine Variation der Organisationsmerkmale hervorzurufen.

Unter allen Umständen bleibt es die Aufgabe der Physiologie, die Grundfrage der wissenschaftlichen Systematik, die Frage, was ist eine Spezies, zu entscheiden. Morphologische und anatomische Studien sind eine selbstverständliche Voraussetzung für die Untersuchung. Aber es gilt, diese formalen Charaktere der Spezies in den Grenzen der Abhängigkeit von ihren Bedingungen zu erkennen; es gilt, bisher nicht beobachtete Merkmale zur Entfaltung zu bringen. De Vries (1901, S. 373) macht darauf aufmerksam, daß die Ernährung der Mutterpflanze auf die Variabilität der folgenden Generationen Ein-

Digitized by Google

fluß hat, daß man durch gute Düngung der vorhergehenden Generation die Variabilität steigern kann. Nach meiner Auffassung muß aber nicht bloß gute Düngung, sondern jede kräftige Einwirkung irgend welcher äußerer Faktoren auf die Mutterpflanze die inneren Bedingungen ihrer Keime verändern und deren Variationsfähigkeit erhöhen. Besonders wichtig ist für eine solche Steigerung die geschlechtliche Fortpflanzung, bei der zwei Zellen sich vereinigen, die zwar von gleicher Struktur sind, aber verschiedenartige innere Bedingungen besitzen, weil sie unter verschiedenen Verhältnissen entstanden sind. Das trifft schon zu bei strenger Selbstbefruchtung, in um so höherem Maße, je verschiedener von vornherein die beiden Eltern beschaffen sind. Theoretisch muß der Variationsfähigkeit jedes einzelnen Merkmales, jedes Organes oder Individuums eine Grenze gesetzt sein, solange die konstante Struktur der elementaren Spezies vorliegt, die eine zwar sehr große, aber doch endliche Zahl von Potenzen einschließt. In Wirklichkeit findet die Aufgabe, die Variationen zu erforschen, keine Grenze, weil wir nie wissen, ob nicht durch besondere Kombinationen von Bedingungen bisher gar nicht oder wenigstens nicht in dieser oder jener Form sichtbar gewordene Merkmale zur Verwirklichung gebracht werden.

Die Aufgabe der Speziesphysiologie ist aber noch aus einem zweiten Grunde grenzenlos, weil die Konstanz der spezifischen Struktur, von der wir bisher ausgegangen sind, doch nur relativ ist, weil die Arten einer Umbildung in andere Arten fähig sind. Seit dem raschen entscheidenden Siege der Darwinschen Ideen ist es ein allgemein anerkannter Grundsatz der Biologie geworden, daß die Arten auseinander entstehen. Ueber die Frage nach den Ursachen der Artbildung herrscht auch heute noch lebhaftester Streit. Die Ueberschätzung der Selektion durch den Kampf ums Dasein, der besonders von deutschen Naturforschern eine viel größere Bedeutung beigelegt wurde, als von Darwin selbst, hat in der Botanik, vor allem seit dem Werk von Naegeli (1884) einer sehr viel kühleren Betrachtung weichen müssen. Die Auslese des Passenden wird gewiß eine Rolle bei der Ausbildung, Er-

Digitized by Google

haltung und Verbreitung der Arten spielen; aber die prinzipielle Frage, wie entstehen neue Merkmale, wie bilden sich neue Arten, kann niemals daraus erklärt werden. Darwin selbst hat neben der Auslese als artbildende Faktoren schon die individuelle Variation, die in Abhängigkeit von der Außenwelt steht, angenommen, wie auch die Bildung plötzlich auftretender, erblicher Modifikationen, die als Mutationen bezeichnet werden. Bei der Besprechung der Darwinschen Ansichten hat de Vries hervorgehoben, wie diese im Laufe der Zeit starken Schwankungen unterworfen waren. Darwin hat anfänglich mehr Gewicht auf die „single variations", Mutationen (de Vries) gelegt, während er später den individuellen Variationen größere Bedeutung zuschrieb. Auch heute wogt noch der Streit um die Frage, welcher von den beiden Vorgängen für die Artbildung wesentlicher ist. De Vries leugnet jede Bedeutung der individuellen Variation und läßt die neuen Arten nur durch Mutationen entstehen, während der Lamarckismus annimmt, daß die durch äußere Einflüsse hervorgerufenen, individuellen Variationen bei längerer Dauer der Einwirkung zu erblichen Artmerkmalen werden. Unter den neueren Lamarckisten wird auch Naegeli aufgeführt, der allerdings eine direkte, artumbildende Wirkung konstanter, äußerer Einflüsse während längerer Zeitdauer voraussetzt. Aber eigentlich steht Naegeli doch ganz isoliert, weil er von der Annahme ausgeht, daß die Struktur selbst, das „Idioplasma" einer langsamen und beständigen Umänderung unterworfen ist, durch die neue Arten und zwar in der Richtung einer gesteigerten Zusammensetzung entstehen. Dagegen typische Vertreter des Lamarckismus sind Forscher wie Warming, Wettstein, Schwendener u. a., die daneben das Vorkommen von Mutationen im Sinne von de Vries anerkennen.

In der Darstellung von Warming, Wettstein u. a. stützt sich die Annahme der „direkten Bewirkung" auf die Tatsache, daß der Organismus die Fähigkeit besitzt, sich neuen äußeren Verhältnissen direkt anzupassen. Dem Organismus wird damit eine besondere Kraft zugeschrieben. Am klarsten äußert sich Warming (1902, S. 395) darüber; „er nimmt an,

Digitized by Google

daß die Pflanzen eine besondere, angeborene Kraft oder Fähigkeit besitzen, sich an die angegebenen neuen Verhältnisse direkt anzupassen, d. h. auf eine für das Leben nützliche Weise in Uebereinstimmung mit den neuen äußeren Lebensbedingungen zu variieren; er nimmt also an daß zwischen den äußeren Ursachen und dem Nutzen der Veränderung eine gewisse Verbindung bestehe, die im übrigen unbekannt ist (Selbstregulierung oder direkte Anpassung)".

Es ist also ein rein teleologischer Begriff, der als solcher nur für gewisse Merkmale anwendbar ist, nicht für andere, deren Zweckmäßigkeit ganz zweifelhaft oder überhaupt nicht erkennbar ist. Stellen wir uns auf einen ganz allgemeinen Standpunkt und lassen wir die teleologische Beurteilung beiseite, so fällt alles, was man Anpassung nennt, unter den Begriff der Variation. Jeder Organismus entfaltet gerade diejenigen Eigenschaften, die die notwendige Folge der von der Mutterpflanze herrührenden inneren und der in der Außenwelt herrschenden äußeren Bedingungen sind. Je nach den Veränderungen dieser Bedingungen verändern sich diese Eigenschaften innerhalb der durch die Struktur gegebenen Grenzen. Alles, was Warming, Wettstein (1902 u. 1903), Schwendener (1903) als Beispiele der direkten Anpassung anführen, umfasst nichts anderes als solche Variationen, die bei jedem Individuum unter den zugehörigen Bedingungen auftreten müssen. Wenn z. B. Wettstein (1902, S. 9) als merkwürdige Anpassung der Leinpflanze mitteilt, daß sie in Brasilien die Tendenz habe, mehrjährig zu sein, so ist das nicht irgend eine Eigenschaft, die die Pflanze dort erworben hat. Denn man kann sie ebenso gut bei uns, wie andere einjährige Pflanzen, unter geeigneten Bedingungen mehrjährig machen. Nun wird man den Ausdruck Anpassung sehr wohl verwenden können, wenn man gewisse Variationen aus irgend welchen Gründen teleologisch beurteilen will. Aber in der Weise, wie der Ausdruck meist verwendet wird, halb kausal, halb teleologisch und ohne Rücksicht auf die Variationen, ist er jedenfalls höchst unklar und möglichst zu vermeiden.

Digitized by Google

Aus der allgemeinen Veränderungsfähigkeit aller Merkmale, die nach meinen Darlegungen doch zugegeben werden muß und auch im Grunde von den meisten seit Darwin anerkannt wird, folgt aber zunächst nichts über die Ursachen, die zur Entstehung sog. neuer Eigenschaften führen. Um das zu erklären, braucht der Lamarckismus eine spezielle Hypothese, nämlich die Annahme, daß durch eine längere Zeit hindurch andauernde, konstante Einwirkung bestimmter, äußerer Einflüsse gewisse neue Eigenschaften des Organismus hervorgerufen, andere vorher vorhandene zum Verschwinden gebracht werden. Die Hypothese wird noch schärfer formuliert werden können, wenn wir uns konkreten Fällen zuwenden. Die grüne Euglena gracilis läßt sich nach Zumstein (1899) im Dunkeln mit Hülfe organischer Stoffe ernähren und wird unter diesen Umständen farblos. Nach der Hypothese des Lamarckismus (Wettstein 1902, S. 10) würde bei langdauernder Kultur die Euglena die Fähigkeit verlieren, im Licht wieder grün zu werden; es wäre das auch ein Beispiel für die Wirkung des „Gebrauches und Nichtgebrauches". Oder man kultiviert eine Pflanze, eine Vaucheria oder eine Phanerogame, in einer konstanten Lichtintensität, die nicht zur Ausbildung der Fortpflanzungsorgane ausreicht. Würde die Pflanze nach sehr langen Zeiträumen sich die neue Fähigkeit erwerben, bei der gleichen Lichtintensität doch ihre Organe auszubilden, so wäre das ein Beweis für den Lamarckismus. Man könnte nun zahlreiche ähnliche Fälle anführen, man kann zugeben, daß ein Auftreten von neuen Eigenschaften oder die Unterdrückung von alten unter solchen Umständen nicht unmöglich sei. Niemals ist es aber bisher beobachtet und sicher festgestellt worden. Der Annahme stehen auch theoretische Bedenken gegenüber; es ist nicht ohne weiteres einzusehen, ebensowenig in der organischen wie in der anorganischen Natur, wie eine konstante Einwirkung von äußeren Einflüssen eine innere Veränderung der Struktur, sei es eines chemischen Körpers, sei es eines Organismus herbeiführen sollte.

Der Lamarckismus stützt sich noch auf eine Reihe anderer Vorgänge, durch die zugleich eine Vererbung erworbener

Digitized by Google

Eigenschaften bewiesen sein soll. Wenn gewisse Pflanzen unter bestimmten äußeren Bedingungen gewisse Eigenschaften, d. h. die entsprechenden Variationen zeigen und wenn man ihre Nachkommen unter andere Bedingungen bringt, so bewahren diese anfangs die übertragenen Eigenschaften. Ich würde nach meiner Auffassung den Sachverhalt so ausdrücken: durch die vorhergehende Kultur wurden in den Samen bestimmte innere Bedingungen geschaffen, die in der daraus hervorgehenden Generation noch nachwirken, obwohl die äußeren Bedingungen bis zu einem gewissen Grade entgegenwirken. Solche Nachwirkungserscheinungen sind mehrfach bei Pflanzen beobachtet worden, und Pfeffer hat ihre Bedeutung für die Vererbung erworbener Eigenschaften hervorgehoben (1901, S. 245). Sehr bald müssen dann aber die Pflanzen diejenigen Eigenschaften zeigen, welche eben den betreffenden äußeren Bedingungen entsprechen. Nach den Untersuchungen von Cieslar (citiert nach Wettstein 1903, S. 21) liefern Samen von Fichten und Lärchen, die in den Alpen leben, Bäume, die in der Ebene durch langsamen Wuchs und geringe Zuwachsgröße ausgezeichnet sind. Aber nie ist nachgewiesen worden, daß die folgenden Generationen diese Charaktere stets bewahren. In den Versuchen von Errera und Hunger (1899, S. 236) mit Aspergillus niger, der auf konzentrierten Lösungen gezogen wurde, erhielten die Sporen die Eigenschaft, schneller auf solchen Lösungen zu keimen, als solche, die auf der normalen Kulturflüssigkeit entstanden waren. „Une génération passée sur le liquide normal n'efface pas l'influence d'une ou de deux génération antérieures passées sur un liquide plus concentré." Würde man die Sporen aber mehrere Generationen auf der normalen Kulturflüssigkeit erziehen, so würde die Nachwirkung sicherlich verschwinden. Am bekanntesten sind die entsprechenden Erfahrungen mit Getreidearten, über die Schübeler (1875) berichtet hat. Im hohen Norden bilden die Getreidearten ihre Früchte in relativ kurzer Zeit aus; wenn man diese in südlicheren Gegenden aussät, so bewahren sie in der ersten Generation die Eigenschaft der kurzen Entwickelungszeit, verlieren sie dann aber in späteren Generationen völlig. Es handelt sich also sicher nur um eine

Digitized by Google

Nachwirkung der früheren Kultur, die bei veränderten Bedingungen beseitigt wird. Wir haben den gleichen Vorgang wie bei einer Glechoma, die jahrelang als Ausläufer kultiviert worden ist und dadurch innere Bedingungen erhalten hat, die auch unter veränderten äußeren Bedingungen die Tendenz begründen, den Charakter als Ausläufer zu bewahren. Aber jederzeit geht diese Nachwirkung unter anderen Bedingungen bald verloren. Ich brauche hier nicht auf einzelne Fälle einzugehen, sondern verweise auf das Werk von de Vries.

Jedem, der überhaupt für Gründe empfänglich ist, muß die Darstellung über die Rassen unserer Kulturpflanzen, über die Akklimatisation die Ueberzeugung beibringen, daß die Vererbung erworbener Eigenschaften, d. h. eben erworbener innerer Bedingungen, nur ein vorübergehender Zustand ist, daß bisher neue erbliche Varietäten nicht auf diesem Wege entstanden sind. Die besonders ertragreichen Getreidesorten, die zuckerreichen Rassen der Zuckerrübe lassen sich nur dadurch erhalten, daß eine strenge Auslese der kräftigsten Individuen getroffen wird und für eine möglichst günstige Ernährung gesorgt wird. Dann erhält man Früchte, die in den ersten Generationen Individuen mit den gewünschten Eigenschaften entwickeln. So wie aber die Nachkommen anderen äußeren Bedingungen, z. B. denen der freien Natur, ausgesetzt werden, verändern sie sich, verlieren ihre besonderen Rasseeigentümlichkeiten, nehmen wieder ganz den Charakter an, der den neuen Bedingungen entspricht. Eines der auffälligsten Beispiele intensiver Nachwirkung stellen die Serpentinformen von Asplenium viride (var. adulterinum) und Asp. Adiantum nigrum (var. Serpentini) vor. Beide Varietäten wachsen auf dem Serpentin in großer Ueppigkeit und unterscheiden sich von den typischen Arten durch besondere, morphologische Charaktere. Es gelang Sadebeck (1889) diese Serpentinformen in die typischen Formen überzuführen, wenn auch erst in der sechsten Generation. Solche Fälle lassen den Gedanken aufkommen, daß die Serpentinformen schließlich zu elementaren Arten werden könnten. Aber da sie doch wahrscheinlich schon seit undenklicher Zeit auf ihrem Substrat gelebt haben, lehren sie vielmehr, daß der

Digitized by Google

besondere Einfluß des Serpentins nicht dafür genügt. Jedenfalls kennen wir bisher keine Tatsachen, die den Lamarckismus irgendwie stützen, sondern mehr solche, die ihn unwahrscheinlich machen. Dazu kommt noch, daß, wenn in der freien Natur oder in der Kultur elementare Arten nach zahllosen Generationen anscheinend infolge einer oder mehrerer konstanter äußerer Ursachen entstanden sind, wir nie wissen können, ob nicht andere Faktoren mitgewirkt haben, wie bei den Mutationen. Das kann gerade für den von Wettstein entdeckten Saisondimorphismus von Euphrasia etc. gelten.

Gegenüber der Hypothese des Lamarckismus oder der noch unwahrscheinlicheren Ansicht von der Allmacht der Naturzüchtung zeichnet sich die Mutationstheorie von de Vries durch ihre tatsächliche Begründung aus. Man kann wie Wettstein u. a. sagen: Pflanzenarten können in sehr verschiedener Weise entstehen; gewiß das ist sehr möglich. Aber in dem Streit um solche Möglichkeiten, in dem die Wärme persönlicher Ueberzeugungen oft die Klarheit des Blickes trübt, muß man scharf hervorheben, daß nach unseren heutigen Kenntnissen eine Entstehung neuer Arten einmal auf dem Wege sprungweise eintretender und sofort erblicher Mutationen bekannt ist; zweitens kommt noch eine Artbildung durch Bastardierung in Betracht. Die Bedeutung der Mutationen nachgewiesen zu haben, ist das große Verdienst von de Vries. Es ist von Wichtigkeit, daß ganz unabhängig von de Vries ein russischer Forscher, Korschinsky, nach jahrelanger Beschäftigung mit der Geschichte der Gartenvarietäten zu einem gleichen Resultat gelangt ist. Die nach seinem Tode herausgegebene Arbeit (1901) liefert den überzeugenden Nachweis, daß die Mehrzahl der zahlreichen Gartenformen mit Ausschluß der hybriden Formen durch das plötzliche Auftreten neuer Merkmale gewöhnlich bei einem einzigen Exemplar entstanden ist. Die verschiedensten Organe der Pflanzen können solche erblichen Abänderungen aufweisen, und sie zeigen sich in mannigfaltigster Weise bei den verschiedenen Arten. Gewöhnlich tritt eine solche Abänderung an einem Sämling auf in der freien Natur oft unter zahllosen normalen Individuen, im Garten oft erst nach

Digitized by Google

Jahrzehnte hindurch dauernder Kultur. Aber ebensogut können diese erblichen Abänderungen an einem einzelnen Zweig als sog. Knospenvariation erscheinen. Korschinsky bezeichnet diese Entstehung neuer Merkmale als Heterogenesis.

Korschinsky legt ebenso wie de Vries auf die auffallende Erscheinung der Abänderungen oder Mutationen großes Gewicht. Er sagt (l. c., S. 338): „Alle individuellen Variationen bleiben innerhalb der Grenzen des Typus, die heterogenetischen dagegen treten aus diesen Grenzen heraus und bilden eine Durchbrechung des Typus." Ich habe schon vorhin (s. S. 140) diesem Unterschied von Variation und Mutation keine so große Bedeutung beigelegt. Allerdings sind solche Mutationen, wie sie in der Aenderung der Blütenfarbe, der Zahl der Blüten- und Blattteile u. s. w. auftreten, oft sehr auffallend; sie werden auch für die Artbildung in der freien Natur höchst wichtig sein. Aber für die prinzipielle Frage kommt es doch nicht darauf an, ob die Mutation mehr oder minder auffällig ist. Gerade aus der ausführlichen Beschreibung der zahlreichen Mutanten von Oenothera Lamarckiana (de Vries, Bd. I, 2, 1901) erkennt man, daß die neuen Artcharaktere wesentlich quantitative Aenderungen betreffen, ähnlich solchen bei den Variationen. Die elementaren Arten unterscheiden sich voneinander durch ein Mehr oder Minder der Größe und Gestalt von Blättern, Stengeln, Blüten. Andererseits treten die auffallendsten Aenderungen der Blatt- und Blütenformen als Folge äußerer Reize (Parasiten, Insekten etc.) uns entgegen.

Man wird überhaupt durch das Studium der Teratologie zu der Ansicht gedrängt, daß innerhalb eines größeren, systematischen Kreises, z. B. der Dicotylen, viele der Anomalieen, wie Vergrünungen, Füllungen der Blüten, Verbänderungen, Verwachsungen u. s. w. bei der Mehrzahl der Arten der Potenz nach vorhanden sind und als zufällige Variationen auftreten können. Aber auch normale Charaktere vieler Arten, wie bebestimmte Zahlen der Blütenteile, die Blattstellung, gewisse Formen der Blüten und Blätter u. s. w. können unter Um-

Digitized by Google

ständen bei anderen oft weit entfernten Arten als Variationen erscheinen. Dieselben Eigenschaften können also bei den einen Arten als Variationen, bei anderen durch Mutation als Artmerkmale erscheinen. Und doch muß ein wesentlicher Unterschied zwischen Variation und Mutation existieren; mit ihm kommen wir zu dem Kernpunkt des ganzen Problems. Nach de Vries (1901, S. 95) sind die Mutationen erblich und gewöhnlich sofort nach ihrem Auftreten konstant. Die Variationen vererben sich auch, aber so, daß nach der Galtonschen Regel die geschlechtlich erzeugten Nachkommen im Durchschnitt um $^2/_3$ weniger vom Typus abweichen als die Eltern. Ferner lassen sich durch Selektion, d. h. die Wahl der am besten ernährten Individuen, die Variationen steigern.

Von meinem Standpunkt aus möchte ich die Frage nach dem Grade der Erblichkeit etwas anders formulieren; denn ich halte das Verhältnis der Merkmale zu ihren Bedingungen in erster Linie für entscheidend. Bei jeder Vermehrung, gleich, ob geschlechtlich, ob vegetativ, wird die Gesamtheit der spezifischen Fähigkeiten unter allen Umständen vererbt. Zweitens werden die inneren Bedingungen vererbt. Da diese variabel sind, so sind für die tatsächlichen Formen der Nachkommen sowohl die äußeren Einwirkungen während ihrer Entwickelung, als auch diejenigen auf die vorhergehenden Generationen maßgebend. Nachkommen, die den Vorfahren völlig gleichen, wären nur möglich, wenn alle äußeren Bedingungen, die auf die früheren Generationen gewirkt haben und die auf die Nachkommen noch wirken, ganz konstant wären. Das trifft weder in der freien Natur, noch in der Kultur jemals zu; die praktischen Schwierigkeiten, dies durchzuführen, wären wohl kaum zu überwinden. Bei vegetativer Vermehrung ließe es sich noch am ehesten erreichen; bei der geschlechtlichen Fortpflanzung tritt sofort ein neuer Faktor der Variabilität hinzu (s. S. 148), der sich bisher noch nicht genügend beurteilen läßt. Die Bedeutung der Galtonschen Regel ist doch vorläufig sehr zweifelhaft. weil man nicht weiß, in welchem Grade die Verschiedenheit der inneren Bedingungen bei den männ-

Digitized by Google

lichen und weiblichen Geschlechtszellen dabei eine Rolle spielt, wie weit die äußeren Einflüsse während ihrer Entstehung mitwirken.

Wenn gewisse äußere Einflüsse während mehrerer Generationen einigermaßen konstant gewirkt haben, so werden die ihnen entsprechenden inneren Bedingungen und die zugehörigen Merkmale um so stärker ausgebildet sein; die früher besprochenen Nachwirkungen treten ins Spiel, es entstehen sogen. Rassen, die aber nur unter gewissen Bedingungen konstant zu erhalten sind. Es handelt sich bei ihnen nicht um Vererbung erworbener Eigenschaften, sondern um Vererbung erworbener innerer Bedingungen, durch die die Merkmale, die der Spezies eigen sind, in bestimmtem Grade der Ausbildung erhalten werden. Wenn man überhaupt die Bedingungen für die einzelnen Merkmale besser als bisher kennen würde, so müßte man noch in viel höherem Maße konstante Rassen gewinnen können, und die verschiedensten Merkmale könnten dann als Rassencharaktere ausgebildet werden. Die bisher so erfolgreiche Methode, durch Selektion in Verbindung mit guter Ernährung (de Vries 1901, S. 627) konstante Rassen zu erhalten, müßte demgemäß je nach den Merkmalen, genauer spezialisiert werden.

Gegenüber solchen Rassen, die in der freien Natur, d. h. unter ganz anderen Lebensverhältnissen sich selbst überlassen, wieder die diesen entsprechenden Formen annehmen, entstehen durch Mutationen neue elementare Arten. Die wesentliche Eigentümlichkeit einer sichtbar gewordenen Mutation liegt wohl darin, daß bei anscheinend gleichen Bedingungen der vorhergehenden Generationen, einzelne Nachkommen in einem oder mehreren Charakteren von allen übrigen Individuen des Typus abweichen, obwohl sie wie diese unter gleichen Bedingungen entstanden sind. An einer Weißbuche (Carpinus betulus) des botanischen Gartens in Halle hat ein Zweigsystem geschlitzte Blätter, während alle übrigen Zweige die typische ungeteilte Blattform besitzen. Die Verschiedenheit im Verhalten gegenüber den gleichen äußeren Bedingungen seit mehr als 25 Jahren kann nur durch die Annahme verständlich gemacht

Digitized by Google

werden, daß der betreffende Zweig eine andere spezitische Struktur besitzt als die übrigen Teile des Baumes. Das gilt in gleicher Weise für alle Mutationen, mögen sie ein einziges Merkmal oder mehrere zu gleicher Zeit betreffen. Nun kann ein durch Mutation entstandenes Merkmal, wie de Vries hervorhebt, selbst wieder variieren. Die gewöhnlichen Blätter der Weißbuche könnten unter besonderen Umständen soweit variieren, daß sie mehr oder minder geschlitzt wären; ebenso könnten die geschlitzten Blätter des veränderten Zweiges soweit variieren, daß sie ungeteilt wären. Aber damit würde der Unterschied im Verhalten nicht aufgehoben sein, da beide Blattformen unter den gleichen Umständen sich verschieden verhalten. Von vielen Pflanzenarten giebt es erblich konstante Zwergvarietäten; dieser Charakter ist durch Mutation entstanden. Man kann nun die typische Art durch bestimmte äußere Bedingungen, große Trockenheit, helles Licht u. s. w. zu Zwergformen machen. Diese bestimmte Variation ist an eine bestimmte Kombination von Bedingungen gebunden. Das ist bei den Zwergvarietäten nicht der Fall; sie werden innerhalb eines sehr viel größeren Kreises wechselnder Bedingungen ausgebildet, wobei sie in gewissen Grenzen variieren. Das Verhältnis zur Außenwelt ist daher bei der Mutation wesentlich anders als bei der Variation; die erstere ist zu einer variablen Potenz der spezifischen Struktur geworden.

Da wir keine Kenntnis der Struktur einer Pflanze besitzen, so ist auch eine klare Vorstellung ihrer Aenderungen nicht möglich. Will man sich durch eine entfernte Analogie irgend eine Anschauung machen, so wird man an die Aenderungen der Struktur eines chemischen Stoffes durch Substitutionen, Atomumlagerungen etc. denken, da auch damit Aenderungen der morphologischen Eigenschaften verbunden sind. Das Aethylchlorid (C_2H_5Cl) ist bei gewöhnlicher Temperatur (20^0) ein Gas, das Aethylenchlorid ($C_2H_4Cl_2$) ist bei gleicher Temperatur eine Flüssigkeit, die bei 84^0 siedet. Das β Trichloraethan ($C_2H_3Cl_3$) siedet erst bei 113^0, das Perchloraethan (C_2Cl_6) bildet eine feste krystallinische Masse. Das soll nur veranschaulichen, wie durch kleine Aenderungen der chemischen

Digitized by Google

Struktur das Verhältnis der formalen Eigenschaften zur Außenwelt verändert wird. Bei der so hoch komplizierten chemischen Struktur, wie sie in den Organismen vorliegt, wäre es denkbar, daß durch bestimmte chemische Aenderungen auch das Verhältnis zu den inneren und äußeren Bedingungen verändert wird. Die Analogie mit den chemischen Stoffen führt noch zu einem anderen wichtigen Punkt. Schon bei einfacheren Verbindungen, noch auffallender bei komplizierten organischen Substanzen, treten große Unterschiede in ihrer Veränderungsfähigkeit auf; die einen sind sehr stabil, die anderen, die sehr leicht in andere Stoffe übergehen, sind von labiler Natur. Der Unterschied zwischen solchen stabilen und labilen Stoffen zeigt sich in ihrem Verhältnis zu den äußeren Bedingungen. Der Stoff ist stabil, wenn er sich in seiner Struktur auch bei weitgehenden Schwankungen der Bedingungen erhält, während ein labiler Stoff nur innerhalb eines engen Kreises von solchen konstant ist und sich außerhalb von ihm verändert. Unter den Pflanzen gibt es inbezug auf die Mutation stabile und labile Arten und bei der einzelnen Art stabile und labile Merkmale.

Die wesentlichste Frage lautet nun: unter welchen Bedingungen können Aenderungen der spezifischen Struktur bei Pflanzen eintreten? Das Werk von de Vries weist auf den richtigen Weg hin, das Problem überhaupt anzufassen. Er hat es verstanden, in der Oenothera Lamarckiana eine Art zu finden, die in zahlreichen Merkmalen Mutationen zeigte, und er hat in seinen Kulturen die verschiedenartigen Mutanten als elementare Arten gesondert. Wie die Mutationen entstanden sind, ist für Oenothera ebensowenig bekannt wie für alle anderen Fälle. Die Oenothera befand sich, wie de Vries (1901, S. 353) sagt, in dem Stadium einer Prämutation; er fährt dann fort: „Die Ursachen einer Prämutation müssen teils innere, teils äußere sein. Was entstehen kann, wird vorwiegend von den ersten, wann es entsteht, vorwiegend von den letzteren abhängen. Die äußeren Ursachen müssen andere sein als die gewöhnlichen Lebensbedingungen, unter denen die Arten konstant bleiben. Andererseits müssen sie solche sein, die von Zeit zu

Digitized by Google

Zeit und wohl nicht allzu selten in der freien Natur eintreten können. Ich denke mir diese Ursachen als eine Kombination extrem günstiger mit extrem ungünstigen Einflüssen. Dieser Widerspruch würde dann die Seltenheit des Auftretens erklären." Korschinsky (1901, S. 344) verlegt die Ursache in innere Vorgänge, in irgend welche unbekannte Veränderungen der Eizelle; die äußeren Bedingungen können aber die Rolle eines „prädisponierenden Elements" spielen. Ich würde mich so ausdrücken: die Mutationen werden durch bestimmte innere Bedingungen hervorgerufen, die selbst von besonderen Kombinationen äußerer Bedingungen abhängen.

Die Annahme, daß durch eine besondere Kombination von äußeren und inneren Bedingungen eine Veränderung der spezifischen Struktur eintreten kann, läßt sich durch gewisse Beobachtungen an Bakterien und Hefearten stützen, die auch von Vertretern des Lamarckismus, wie Errera, Wettstein u. a. herangezogen worden sind. Die Tatsachen sind sehr bekannt (vergl. z. B. die Zusammenstellung bei Errera 1899, Pfeffer 1901, S. 242). Gewisse Bakterien und Hefearten bilden asporogene Rassen oder auch Rassen, denen die Fähigkeit, Farbstoffe zu bilden, verloren gegangen ist. Die Frage ist sehr wesentlich, unter welchen Bedingungen das Verschwinden eines Merkmals, wie die Sporenbildung, erreicht wird. Wenn man Bakterien oder Hefe fortdauernd unter günstigen Ernährungsbedingungen hält, so tritt nach den früheren Darlegungen niemals Sporenbildung ein. Die Bierhefe hat man seit Jahrhunderten beständig rein vegetativ vermehrt. Die Annahme, daß durch lang andauernden Nichtgebrauch das Merkmal der Sporenbildung verschwinde, wird durch die Tatsachen widerlegt. Denn stets bewahren die Bakterien, die Hefezellen unter solchen Umständen ihre Fähigkeit der Sporenbildung. Ich habe auch den Pilz Saprolegnia während 6 Jahren ununterbrochen vegetativ wachsen lassen, aber nie beobachtet, daß er unfähig wäre, Zoosporen oder Oosporen zu bilden. Die asporogenen Rassen erhält man in relativ kurzer Zeit, wenn bestimmte äußere Reize einwirken, die die Sporenbildung unterdrücken. Wie z. B. aus einer Arbeit von E. Roux (1890)

Digitized by Google

hervorgeht, können die Milzbrandbakterien durch eine kurze Behandlung mit Karbolsäure völlig die Fähigkeit der Sporenbildung unter den für diese charakteristischen Bedingungen verlieren. In entsprechender Weise können einige andere Gifte, ferner höhere Temperatur wirken. Für die Praxis ist es besser, den Reiz nicht gleich in seiner vollen Stärke, sondern langsam während mehrerer Generationen einwirken zu lassen, weil die Organismen dann in ihrem Wachstum weniger gestört werden. Aber entscheidend bleibt die Wirkung des bestimmten äußeren Reizes, durch welchen in relativ kurzer Zeit das Verschwinden eines Merkmales herbeigeführt wird. Man könnte von einer künstlich erreichten, regressiven Mutation sprechen. Wenn der Lamarckismus diese Vorgänge zur Stütze seiner Hypothese heranzieht, so fällt er in dieser Form mit der Mutationstheorie zusammen. Man darf nun andererseits die Bedeutung der Beobachtungen an solchen niederen Organismen nicht überschätzen. Abgesehen davon, daß es sich nur um die Unterdrückung von Merkmalen handelt, wird man wohl zugeben, daß solche asporogenen oder farblosen Rassen, sich selbst überlassen, wahrscheinlich wieder in die ursprüngliche Art zurückschlagen. Aber immerhin haben wir in den Beobachtungen an Bakterien die ersten Anfänge einer durch äußere Mittel künstlich herbeigeführten Aenderung der Spezies.

Es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle auf die Mutationstheorie oder das ganze verwickelte Problem der Artbildung ausführlicher einzugehen. Mir kam es wesentlich darauf an, die Beziehungen hervorzuheben, die zwischen den individuellen Veränderungen der Spezies und den Umbildungen, die zu neuen Arten führen, bestehen. In meiner Arbeit suchte ich nachzuweisen, wie die formalen Eigenschaften, die ein Organismus in seiner Entwickelung entfaltet, nur die notwendige Folge der gegebenen Struktur und der auf sie einwirkenden inneren Bedingungen sind, die selbst in notwendiger Abhängigkeit von der Außenwelt stehen. Nur solche Eigenschaften kann der Organismus sichtbar machen, die im letzten Grunde den äußeren Bedingungen notwendig entsprechen. Aendern sich diese, so ändert bald mehr, bald

Digitized by Google

weniger der Organismus seine Eigenschaften; gestattet die Außenwelt nicht die zum Leben wesentlichen Bedingungen, so wird der Organismus vernichtet. Das, was Darwin mit dem Ausdruck „Kampf ums Dasein“ zu bezeichnen suchte, umfaßt die Gesamtheit aller Einwirkungen der Außenwelt, seien es solche der anorganischen Natur, seien es solche anderer Organismen, Tiere oder Pflanzen. Diese Gesamtheit entscheidet, ob an einem bestimmten Standort eine Pflanzenspezies überhaupt existenzfähig ist und mit welchen Eigenschaften sie erscheint. Auch der Ausdruck von Spencer, „Ueberleben des Passendsten“ sagt nichts anderes aus, als daß nur solche Organismen mit solchen Merkmalen sich erhalten, die den Bedingungen der Außenwelt entsprechen müssen. Das bedarf ebensowenig oder ebensoviel einer besonderen Erklärung, als die Tatsache, daß in der anorganischen Natur die Körper in denjenigen Formen erscheinen, die notwendig aus ihrer Struktur und den Wirkungen ihrer Umgebung folgen. Die Zweckmäßigkeit der Organismen, von der Darwin und alle seine Nachfolger ausgehen, stellt garnicht ein Problem der Naturforschung vor; sie gehört der teleologischen Betrachtungsweise des menschlichen Geistes an, die sich ihrerseits durchaus nicht auf die Organismen einschränken läßt, sondern sich auf die ganze Natur erstreckt.

Wir müssen nun dahin streben, ebenso wie für die Variationen in den Grenzen einer Spezies, so auch für die Mutationen, den Anfängen neuer Arten, ihre Notwendigkeit zu begreifen, sie als die Folgen des Zusammenwirkens der gegebenen Strukturen und bestimmten Bedingungen zu erkennen. Bis vor kurzem konnte die Frage nach der Artumbildung nur rein hypothetisch behandelt werden. Der bedeutsame Fortschritt, den wir de Vries verdanken, liegt in der klaren Formulierung des Problems, vor allem in der von ihm selbst so erfolgreich begonnenen, experimentellen Bearbeitung aller dazu gehörigen Fragen. So wird die berechtigte Hoffnung erweckt, daß der Mensch auch in dieser Beziehung die Natur der Pflanze einst wird beherrschen lernen.

Digitized by Google

Literatur.

1886. Beijerinck, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Verh. Kgl. Akademie Amsterdam 1886.

1874. Brefeld, O., Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze; Heft II, Leipzig 1874.

1832. Candolle, Pyr. de, Physiologie végétale. T. II, Paris 1832; deutsche Uebersetzung von Roeper, Bd. II, Stuttgart 1835.

1898. Costantin, J., Les végetaux et les milieux cosmiques, Paris 1898.

1899. Driesch, H., Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge, Leipzig 1899.

1901. — Die organischen Regulationen, Leipzig 1901.

1902. — Zwei Beweise für die Autonomie von Lebensvorgängen. Verh. V. internat. Zoologen-Congreß, Berlin 1901.

1902a. — Kritisches und Polemisches III; Biol. Centralblatt, Bd. XXII, 1902.

1899. Errera, L., Hérédité d'un caractère aquis chez un champignon d'après les expériences de Hunger. Bull. Acad. roy. de Belgique, 1899.

1870. Frank, A. B., Die natürliche wagrechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Licht und von der Gravitation. Leipzig 1870.

1901. Fruhwirth, C., Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Berlin 1901.

1880. Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Blätter. Bot. Zeitung 1880.

1880b. — Ueber die Verzweigung dorsiventraler Sprosse. Arb. bot. Inst. Würzburg II, 1880.

1887. — Ueber künstliche Vergrünung der Sporophylle von Onoclea Struthiopteris. Ber. bot. Ges. 1887.

1893. — Pflanzenbiologische Schilderungen II. Marburg 1893.

1895. — Ueber die Abhängigkeit der Blattform von Campanula rotundifolia von der Lichtintensität. Sitzungsber. Münchener Akad., Bd. XXV, 1895.

1898. — Organographie der Pflanzen, Bd. I. Jena 1898.

1898b. — Ueber Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. München 1898.

1900. — Organographie der Pflanzen, Bd. II, 1900.

1902. — Ueber Regeneration im Pflanzenreiche. Biolog. Centralbl., Bd. XXII, 1902.

1903. — Morphologische und biologische Bemerkungen: XIV. Weitere Studien über Regeneration.

1790. Goethe, J. W. von, Versuch, die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha 1790.

Digitized by Google

1894. Herbst, C., Ueber die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen. II. Hauptteil: Die formativen oder morphogenen Reize. Biol. Centralbl. XV, 1895.
1896. Hering, Fr., Ueber Wachstums-Korrelationen. Inaug.-Diss. Berlin 1896. Jahrb. f. wiss. Bot. 1896.
1882. Hildebrand, Fr., Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen. Englers bot. Jahrb. II, 1882.
1855. Jessen, Fr. W., Ueber die Lebensdauer der Gewächse und die Ursachen verheerender Pflanzenkrankheiten. Breslau und Bonn 1855.
1895. Jost, L., Die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsfähigkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII, 1895.
1900. Johannsen. W., Das Aetherverfahren beim Frühtreiben. Jena 1900.
1902. — Ueber Rausch und Betäubung der Pflanzen. Naturw. Wochenschr. 1902.
1854. Irmisch, Th., Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. I. Ranunculus Ficaria. Abh. d. Naturf. Gesellsch. Halle II, 1854.
1856. — Beiträge etc. V. Labiaten. Ebenda Bd. III, 1856.
1887. Klebs, G., Beiträge z. Physiologie d. Pflanzenzelle. Tübinger Unters. II, 1887.
1890. — Ueber Vermehrung von Hydrodictyon utriculatum. Flora 1800; erster Bericht. Biol. Centralblatt IX, 1889.
1896. — Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
1898. — Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. I. Sporodinia grandis. Jahrb. f. wiss. Botanik. XXXII, 1898.
1899. — Zur Phys. II. Saprolegnia mixta. Ebenda Bd. XXXIII, 1899.
1899a. — Ueber den Generationswechsel einiger Thallophyten. Biol. Centralbl. XIX, 1899.
1900. — Zur Phys. III. Allgemeine Betrachtungen. Ebenda Bd. XXXV, 1900.
1900a. — Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. Ber. d. bot. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900.
1841. Knight, Th. A., A selection from the physiological and horticultural papers, London 1841.
1894. Kny, L., On the correlation in the growth of roots and shoots. Ann. of Bot. VIII, 1894.
1901. — On the correlation etc. (second paper). Ebenda 1901.
1901. Korschinsky, L., Heterogenesis und Evolution. Flora, Ergänzungsbd. 1901.
1903. Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.
1900. Livingston, B. E., On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green algae. Bot. Gaz. 30, 1900.
1893. Lothelier, A., Recherches sur les plantes à piquants. Revue génér. de Bot. V, 1893.
1900. Maige, A., Recherches biologiques sur les plantes rampants. Ann. Sc. nat. Sér. 8, T. XI, 1900.
1902. Matzuschita, Zur Physiologie der Sporenbildung der Bazillen. Inaug.-Diss. Halle 1902.

Digitized by Google

1879. Mer, E., Observation sur les feuilles de Lierre. Bull. Soc. bot. de France XXVI, 1879.
1897. Möbius, M., Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Jena 1897.
1851. Mohl, H. von, Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. Braunschweig 1851.
1882. Müller, Fr., Bemerkungen zu Hildebrands Abhandlung über die Lebensdauer. Englers bot. Jahrb. II, 1882.
1884. Naegeli, K., Mechanisch-physiologische Abstammungslehre. München 1884.
1888. Noll, Fr., Ueber den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg III, 1888.
1900a. — Ueber die Körperform als Ursache von formativen und Orientierungsreizen. Sep.-Abdr. S. 1—6. Niederrh.-Ges., Bonn 1900.
1900b. — Ueber den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf die Entstehung von Seitenwurzeln. Landw. Jahrb. 1900.
1900c. — Ueber die Umkehrungsversuche mit Bryopsis. Ber. d. bot. Ges. 1900.
1897. Oltmanns, Fr., Ueber positiven und negativen Heliotropismus. Flora 1897.
1882. Peyritsch, J., Zur Aetiologie der Chloranthieen einiger Arabis-Arten. Jahrb. f. wiss. Bot. XIII, 1882.
1890—94. Penzig, O., Pflanzenteratologie. Bd. I, 1890; Bd. II, 1894. Genua.
1901. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Bd. II: Kraftwechsel. Leipzig 1901.
1901. Philippi, R. A., Eine Wurzel direkt in ein Blatt verwandelt. Ber. d. bot. Ges. 1901.
1901. Reinke, J., Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin 1901.
1903. Riehl, Al., Philosophie der Gegenwart. Leipzig 1903.
1878. Sachs, J., Ueber orthotrope und plagiotrope Pflanzen. Gesammelte Abhandl. II, Leipzig 1893.
1880—82. — Stoff und Form der Pflanzenorgane. I: 1880; II: 1882. Ges. Abh. II.
1882. — Kontinuität der embryonalen Substanz. Gesammelt. Abhandl. II, 1882.
1887. — Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Leipzig 1887.
1893. — Physiologische Notizen VII; Flora 1893.
1894. — „ „ VIII; „ 1894.
1889. Sadebeck, R., Ueber die generationsweise fortgesetzten Aussaaten und Kulturen der Serpentinformen der Farngattung Asplenium. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Bot., Hamburg III, 1889.
1768. Saint-Simon, Marquis de, Des Jacinthes de leur anatomie et reproduction et culture, Amsterdam 1768.
1886. Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
1898. Schimper, A. F. W., Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
1901. Schmid, B., Ueber die Ruheperiode der Kartoffelknolle. Ber. d. bot. Ges. 1901.
1875. Schuebeler, F. G., Die Pflanzenwelt Norwegens. 1875.

Digitized by Google

Digitized by Google